Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae

Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft

Band: 76 (1983)

Heft: 3

Artikel: Die Gattung Cainotherium (Caintheriidae) im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands

Autor: Heizmann, Elmar Peter Jürgen

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-165390

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Eclogae geol. Helv.	Vol. 76/3	Seiten 781–825	17 Textfiguren	Basel, November 1983

Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) im Orleanium und im Astaracium Süddeutschlands

Von ELMAR PETER JÜRGEN HEIZMANN[1])

ZUSAMMENFASSUNG

Cainotherium-Reste von zehn Fundstellen aus dem Unter- und dem Mittelmiozän Süddeutschlands werden beschrieben. Es wird gezeigt, dass die Gattung eine grössere stratigraphische Reichweite besitzt als bisher angenommen, da sie mit der hier neubeschriebenen Art *C. huerzeleri* von Steinberg und Goldberg im Nördlinger Ries bis ins Astaracium reicht. Die hauptsächlich durch zunehmende Verkürzung des Prämolarengebisses charakterisierte Entwicklungsreihe *C. bavaricum–C. huerzeleri* wird mit mehreren Stadien belegt, eine Abstammung von *C. laticurvatum* aus dem Agenium wird angenommen. Anhand der *Cainotherium*-Reste aus der oberen Meeresmolasse von Öllingen kann nachgewiesen werden, dass letztere Art bis ins Unter-Orleanium reicht, *C. bavaricum* also nicht unmittelbar aus ihr hervorgegangen ist, sondern sich im Agenium von ihr abgespalten haben muss. Vergleiche mit *C. miocaenicum* aus dem Orleanium von Spanien bestätigen die spezifische Selbständigkeit der mitteleuropäischen Funde gegenüber dieser Art. Im Zusammenhang mit der Beschreibung der *Cainotherium*-Reste werden mehrere miozäne Säugerfundstellen erstmals vorgestellt.

RÉSUMÉ

Des restes de *Cainotherium* de dix localités du miocène inférieur et moyen de l'Allemagne du Sud sont décrits. On démontre que le genre a une durée stratigraphique plus longue qu'on ne le supposait jusqu'à maintenant: Une nouvelle espèce, *C. huerzeleri*, provient de deux localités de l'Astaracien, Steinberg et Goldberg dans le Nördlinger Ries. La lignée évolutive *C. bavaricum–C. huerzeleri*, caractérisée surtout par un raccourcissement progressif des prémolaires, est documentée par plusieurs stades; une dérivation de *C. laticurvatum* de l'Agénien est supposée. En décrivant des restes de *C.* cf. *laticurvatum* de la molasse marine supérieure d'Öllingen, on démontre que cette espèce persiste jusqu'à l'Orléanien et qu'en conséquence il y a une bifurcation dans cette lignée, *C. bavaricum* s'étant séparé de *C. laticurvatum* déjà au cours de l'Agénien. Des comparaisons avec *C. miocaenicum* de l'Orléanien de l'Espagne confirment la séparation spécifique à l'égard des restes de l'Allemagne du Sud. La plupart des restes de *Cainotherium* décrits dans cette étude proviennent de localités nouvelles, mentionnées ici pour la première fois.

ABSTRACT

Remains of *Cainotherium* are described from ten lower and middle Miocene localities in southern Germany. *C. huerzeleri* n.sp. from the localities Steinberg and Goldberg in the Nördlinger Ries is the first record of the genus from middle Miocene deposits. Thus the genus has a wider stratigraphic range than supposed until now. The evolutionary line *C. bavaricum–C. huerzeleri*, characterized by a progressive shortening of the premolars, is documented; a derivation from the Agenian *C. laticurvatum* is presumed. *C.* cf. *laticurvatum*, however, extends into the lower Orleanium, since it has been found in the upper marin molasse of Öllingen. Consequently *C. bavaricum* must have branched off from *C. laticurva-*

[1]) Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Arsenalplatz 3, D-7140 Ludwigsburg.

tum already in the Agenium. A comparison with *C. miocaenicum* of the Orleanium from Spain confirms the separate specific status of the middle european findings. Together with the description of the *Cainotherium* remains several new Miocene mammalian localities are recorded.

INHALT

1. Einleitung 782
2. Hinweise und Abkürzungen 783
3. *Cainotherium bavaricum* von Wintershof-West und Schnaitheim 785
4. *Cainotherium huerzeleri* n. sp. 791
4.1 *Cainotherium huerzeleri* vom Steinberg 791
4.2 *Cainotherium huerzeleri* vom Goldberg 809
5. Weitere *Cainotherium*-Funde aus dem Orleanium Süddeutschlands 812
5.1 *Cainotherium bavaricum* aus dem Orleanium von Stubersheim 3 812
5.2 *Cainotherium bavaricum* aus dem Orleanium von Oggenhausen 2 813
5.3 *Cainotherium* aff. *bavaricum* aus dem Mittel-Orleanium von Petersbuch 2 814
5.4 *Cainotherium* sp. aus dem Mittel-Orleanium von Langenau 1 816
5.5 *Cainotherium* cf. *bavaricum* aus dem Ober-Orleanium des Randecker Maars 817
5.6 *Cainotherium* cf. *laticurvatum* aus dem Orleanium von Öllingen 820
6. Zur Systematik und Entwicklung der Cainotherien im Miozän 822
Literaturverzeichnis 824

1. Einleitung

Die Cainotheriidae sind eine ausgestorbene Gruppe kleinwüchsiger Paarhufer, die räumlich auf Europa beschränkt sind und deren zeitliche Verbreitung sich nach bisheriger Kenntnis auf die Spanne zwischen Obereozän und Untermiozän erstreckte. Ihre Hauptblütezeit lag im Oligozän.

Lange Zeit waren ihre jüngsten Vertreter aus Ablagerungen des Ageniums belegt. Einen ersten Hinweis auf eine grössere stratigraphische Reichweite gab die Beschreibung von *Cainotherium* sp. aus La Romieu durch ROMAN & VIRET (1934). Aber erst der Nachweis von *Cainotherium miocaenicum* durch VILLALTA, TRUYOLS & CRUSAFONT (1955) und von *C. bavaricum* durch BERGER (1959) brachte die Gewissheit, dass Cainotherien durchaus nicht ungewöhnliche Bestandteile untermiozäner Faunen darstellen. Seither wurden eine ganze Reihe weiterer orleanischer Fundstellen mit *Cainotherium* bekannt, sowohl in Spanien (DE BRUIJN 1967, DAAMS & FREUDENTHAL 1981) als auch in Frankreich (GINSBURG 1967, 1972, 1980; HEIZMANN et al. 1980; DAAMS & FREUDENTHAL 1981).

Von BAUDELOT & CROUZEL (1974) wurde eine besondere Unterart von *Cainotherium miocaenicum* ausgegliedert, *C. miocaenicum lintillae* aus dem Orleanium der Pyrénées Orientales. Dieses Taxon bleibt bei den nachfolgenden Vergleichen unberücksichtigt, da ohne Kenntnis der Originale seine systematische Stellung sehr unsicher bleibt. BAUDELOT & CROUZEL setzten die Subspezies in Bezug zu *C.* cf. *miocaenicum* aus den Sables de Tourraine (GINSBURG 1974), verglichen sie aber nur summarisch mit der Typusunterart aus Sant Mamet. Gegenüber jener soll sich *C. miocaenicum lintillae* durch «caractères plus simples» auszeichnen, wobei diese einfacheren Merkmale nicht weiter erläutert werden. Grössenmässig fällt die Unterart jedenfalls völlig in den Bereich des typischen *C. miocaenicum* aus Spanien,

und die Abbildungen deuten auf eine durchaus vergleichbare Streckung der Prämolaren hin, ein weiterer Hinweis darauf, dass beide Unterarten möglicherweise identisch sind.

Der erstmalige Fund von *Cainotherium* aus gegenüber den bisher genannten Fundstellen jüngeren, mittelmiozänen Schichten gibt nun Anlass zur Beschreibung einer neuen *Cainotherium*-Art und zu einer Übersicht über die bisher in Süddeutschland gefundenen Cainotheriiden aus Orleanium und Astaracium. Die hier behandelten Funde verteilen sich auf zehn Fundstellen, deren geographische Lage aus Figur 1 hervorgeht.

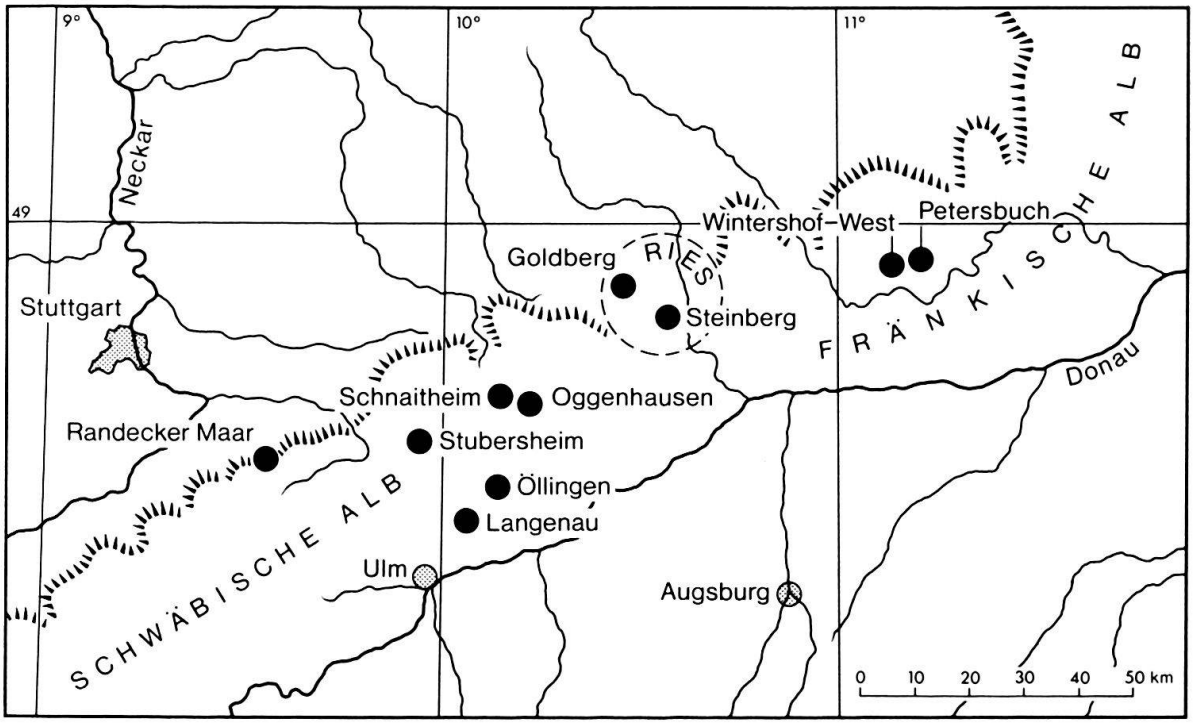

Fig. 1. Geographische Verteilung der Fundstellen unter- und mittelmiozäner Cainotherien in Süddeutschland.

2. Hinweise und Abkürzungen

Die in dieser Arbeit verwendete Terminologie der Zahn- und Schädelelemente orientiert sich an der monographischen Bearbeitung der Cainotheriiden durch HÜRZELER (1936), deren systematische Ergebnisse auch heute noch weitgehend gültig sind. Die Zahnmasse wurden in der in Figur 2 angegebenen Weise genommen, die Breite stets senkrecht zur Länge, alle Masse sind in Millimeter angegeben und auf $^5/_{100}$ auf- bzw. abgerundet. Bei kombinierten Massen gibt das erste die Länge, das zweite die Breite an. Gemessen wurde mit einem Messokular der Firma Wild (Stereomikroskop Wild M5); Schädelmasse und Masse der Skelettelemente wurden mit einem Mauser-Kalibrator mit einer Messgenauigkeit von ± 0,03 mm ermittelt. Um eine bessere Vergleichbarkeit der Zahnmasse zu erreichen, wurde

auch das von BERGER (1959) bereits publizierte Material noch einmal neu vermessen. Vermutlich bedingt durch die unterschiedliche Messmethode (bei BERGER finden sich hierzu keine näheren Angaben), weichen die hier gegebenen Masse für die Zähne von Wintershof-West und Schnaitheim geringfügig von denen bei BERGER ab.

B	Breite
L	Länge
Max.	Höchstwert
Med.	Mittelwert
Min.	Tiefstwert
N	Anzahl der Objekte

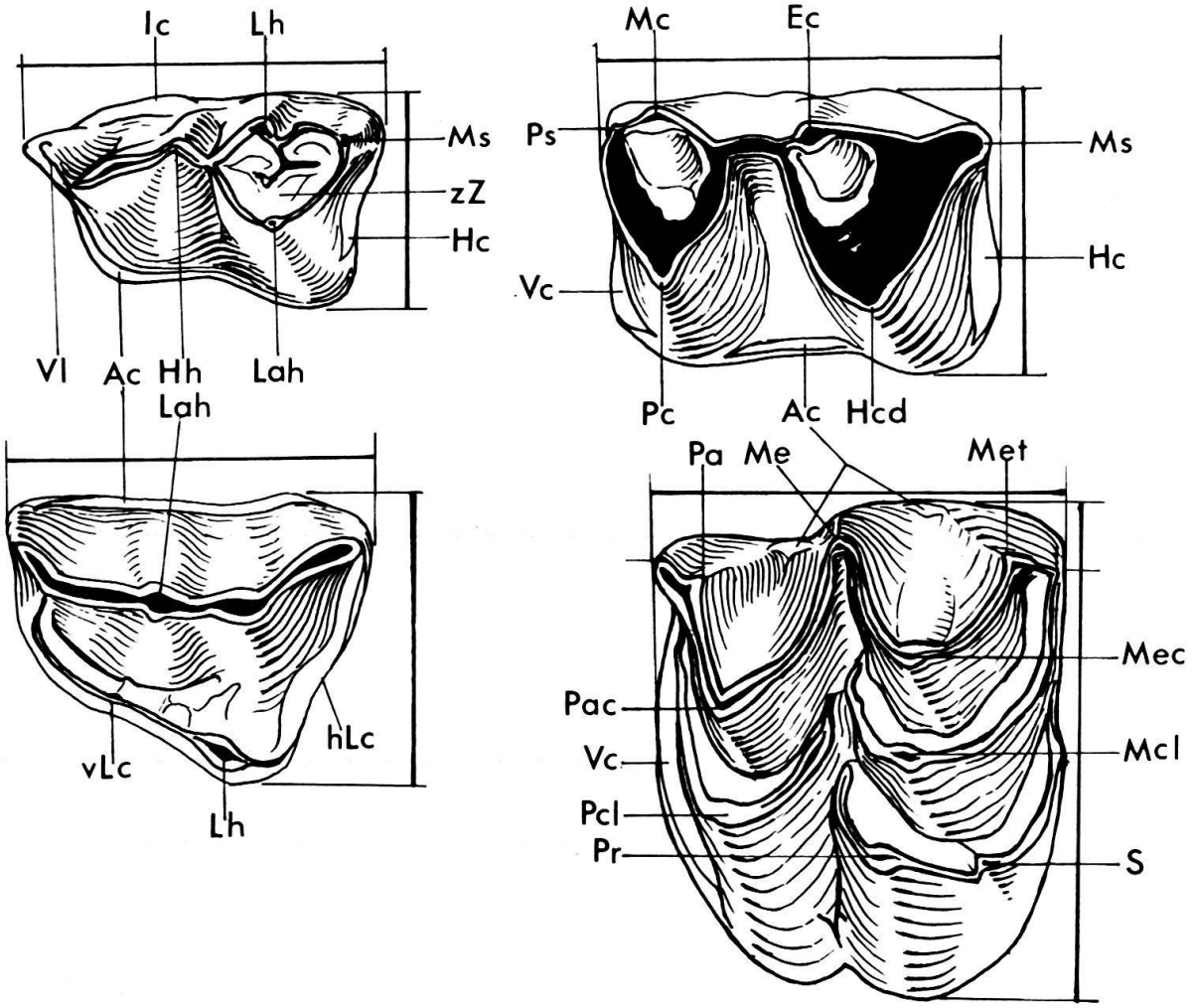

Fig. 2. Terminologie der Zahnelemente und Meßstrecken an der Bezahnung von *Cainotherium*. AC = Aussencingulum; Ec = Entoconid; Hc = Hintercingulum; Hcd = Hypoconid; Hh = Haupthügel; hLc = hinteres Lingualcingulum; Ic = Innencingulum; Lah = Labialhügel; Lh = Lingualhügel; Mc = Metaconid; Mcl = Metaconulus; Me = Mesostyle; Mec = Metaconus; Met = Metastyle; Ms = Metastylid; Pa = Parastyle; Pac = Paraconus; Pc = Protoconid; Pcl = Protoconulus; Pr = Protoconus; Ps = Parastylid; S = Sekundärhügel; Vc = Vordercingulum; Vl = Vorderlobus; vLc = vorderes Lingualcingulum; zZ = zentrale Zahngrube.

BSPGM Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München
NMB Naturhistorisches Museum Basel
SMNS Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart

Herr H. Lumpe fertigte die Photographien in gewohnt sorgfältiger Weise. Herr T. Osterwald zeichnete die Figur 1. Herrn P. Riederle verdanke ich die äusserst diffizile Feinpräparation des Typusschädels von *Cainotherium huerzeleri.*

3. *Cainotherium bavaricum* Berger 1959 von Wintershof-West und Schnaitheim 1

Die Art wurde von Berger (1959) auf eine Mandibel (Fig. 3, 4) aus dem Unter-Orleanium (NM 3) von Wintershof-West gegründet. Die übrigen Cainotheriiden-Reste dieser Fundstelle sowie diejenigen von Schnaitheim 1 wurden von ihm der gleichen Art zugeordnet. Angaben zur geologischen und stratigraphischen Situation und zur Zusammensetzung der Fauna der beiden Fundstellen finden sich bei Dehm (1937, 1939, 1950).

Die Bezahnung von *C. bavaricum* wurde von Berger (1959, S. 40ff.) eingehend beschrieben, so dass auf diese Beschreibung verwiesen werden kann. Nicht beschrieben wurde lediglich die obere Milchbezahnung, auf die ich weiter unten im Zusammenhang mit der Beschreibung der Milchbezahnung von *Cainotherium huerzeleri* noch zurückkommen werde.

Material. - Siehe Berger (1959, S. 39) (Aufbewahrung BSPGM).

		L			B		
	N	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.	Max.
Wintershof-West:							
P_1	2		3,30		1,35	1,37	1,40
P_2	–		–			–	
P_3	1		3,80			1,50	
P_4	5	3,55	3,75	3,90	2,15	2,25	2,35
M_1	10	3,30	3,55	3,70	2,50	2,70	2,85
M_2	8	3,70	4,00	4,35	2,80	3,00	3,15
M_3	2	5,40	5,42	5,45	2,70	2,85	3,00
P^1	2	3,10	3,17	3,25		1,40	
P^2	1		3,70			1,65	
P^3	2	3,45	3,70	3,95	2,70	2,77	2,95
P^4	2	2,95	3,00	3,05	3,35	3,45	3,55
[2])M sup.	10	–				–	

[2]) Da bei den vorliegenden isolierten M sup. eine sichere Unterscheidung von M^1, M^2 und M^3 nicht möglich war, wurde auf deren Vermessung verzichtet.

		L			B		
	N	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.	Max.
Schnaitheim 1:							
P_1	1		2,95			1,15	
P_2	4	3,55	3,55	3,60	1,35	1,50	1,65
P_3	5	3,80	3,85	3,95	1,65	1,70	1,80
P_4	3	3,55	3,65	3,75	2,15	2,20	2,25
$M_{1/2}$	5	3,55	3,60	3,70	2,35	2,65	3,05
M_3	1		5,50			3,00	
D_3	1		4,05			1,80	
D_4	1		3,95			2,10	
P^1	1		3,30			1,40	
P^2	1		3,80			1,65	
P^3	–		–			–	
P^4	2	3,15	3,22	3,30	3,60	3,72	3,95
[2])M sup.	13		–			–	

Vergleichsmasse von *C. miocaenicum* (Aufbewahrung NMB)

— Mandibularfragment dext. mit P_3-M_3 (Spa. 181): P_3-M_3 20,9; P_3 3,70 × 1,75; P_4 3,65 × 2,30; M_1 3,90 × 3,25; M_2 4,35 × 3,40; M_3 6,20 × 3,15.
— Maxillarfragment dext. mit P^3-M^3 (Spa. 179): P^3-M^3 20,4; P^3 4,00 × 3,05; P^4 3,15 × 3,90; M^1 4,30 × 4,90; M^2 4,80 × 5,75; M^3 5,15 × 5,75.
— Maxillarfragment sin. mit P^3-M^1 (Spa. 180): P^3-M^1 10,8; P^3 4,00 × 3,10; P^4 3,15 × 4,05; M^1 4,50 × 5,00.

Vergleich mit *Cainotherium miocaenicum*

An dieser Stelle sei auf die Differenzierung von *C. bavaricum* gegenüber dem etwa gleichaltrigen *C. miocaenicum* näher eingegangen, da die Unterschiede zwischen beiden Arten keineswegs so offensichtlich sind, wie man dies nach den Angaben, die BERGER hierzu macht, vermuten könnte. Nach BERGER unterscheidet sich *C. miocaenicum* hauptsächlich in folgenden Punkten von *C. bavaricum:*

1. Verkürzung der Prämolarenreihe.
2. Abknickung des Vorderlobus der unteren Prämolaren.
3. Kräftiger zusätzlicher Sporn in der hinteren Zahnhälfte der unteren Prämolaren, während dieser Sporn bei *C. bavaricum* eher noch schwächer als bei *C. laticurvatum* sei.

Die beiden ersten dieser Merkmale sind korreliert. Tatsächlich sind die Prämolaren bei *C. miocaenicum* gegenüber Formen aus dem Agenium wie *C. laticurvatum* deutlich verkürzt, dies trifft aber auch auf *C. bavaricum* zu, wenngleich die Verkürzung bei dieser Art nicht ganz so weit fortgeschritten ist wie bei *C. miocaenicum* (vgl. Fig. 4). Die Abknickung des Vorderlobus der unteren Prämolaren ist in beiden Fällen ähnlich, allerdings ist das gesamte Vorderende des P_4 bei *C. bavaricum* schmäler als bei *C. miocaenicum.* Das dritte von BERGER genannte Merkmal, der zusätzliche, nach lingual gerichtete Sporn im hinteren Abschnitt von P_3 (und nach

CRUSAFONT et al. 1955 wohl auch von P_2), scheint dagegen ein gutes differentialdiagnostisches Merkmal abzugeben. Bei *C. bavaricum* fehlt dieser Sporn in der Regel, nur bei einem P_3 und einem P_2 von Schnaitheim ist er ebenfalls vorhanden. Hinzufügen liesse sich noch, dass die Cingula an der gesamten Bezahnung bei *C. miocaenicum* etwas kräftiger sind. Bei den oberen Prämolaren ist am P^3 von *C. bavaricum* neben der etwas grösseren Streckung und dem gut entwickelten Innenhügel in Aufsicht die Einbuchtung der Labialkontur auffällig, wogegen bei *C. miocaenicum* dieser Rand fast gerade verläuft (vgl. Fig. 9). Der P^4 besitzt wie bei den Cainotheriiden aus dem Agenium stark ausgeprägte Para- und Metastyla, die bis zur Kronenbasis hinaufziehen, wo zwischen ihnen die Labialkontur einen kleinen Einschnitt erfährt, während der Labialrand des P^4 von *C. miocaenicum* bei schwach entwickelten Styla gerade ist, dafür aber ein Cingulum besitzt.

Insgesamt sind die Unterschiede zwischen den Bezahnungen beider Arten aber gering, vor allem, wenn man die Variation berücksichtigt, der diagnostisch wichtige Zähne wie der P_4 unterliegen: Dieser Zahn kann z. B. innerhalb der Population von Wintershof-West einen durchgehenden Längsgrat vom Innenhügel zum lingualen Zahnhinterende besitzen (Typus), dieser Grat kann aber ebensogut wie beim P_4 von *C. miocaenicum* aus der Basler Sammlung unterbrochen sein. Andererseits ist es verblüffend zu sehen, bis in welche Details hinein Übereinstimmungen bestehen. Die oberen und unteren Molaren bieten ohnehin so gut wie keine Unterschiede; die Übereinstimmung ist sogar so weitgehend, dass sich in der Lingualbucht des dritten Lobus von M_3 sowohl bei *C. miocaenicum* wie bei *C. bavaricum* kleine Schmelzperlen finden.

Schliesslich bleibt noch zu vermerken, dass *C. miocaenicum* durchschnittlich etwas grösser ist als *C. bavaricum*[3]). Die grössere Länge der Zahnreihe (P_3–M_3: *C. miocaenicum* [Spa 181] 20,9; *C. bavaricum* [1937 II 1274] 16,3) resultiert dabei wegen der gegenüber *C. bavaricum* etwas stärkeren Verkürzung der Prämolaren hauptsächlich aus einer Vergrösserung der Molaren: Während die Prämolaren von *C. miocaenicum* im Grössenbereich von *C. bavaricum* liegen, übertreffen die Molaren der ersteren Art diejenigen der letzteren in ihren Dimensionen deutlich (vgl. Fig. 5). Der Grössenunterschied zwischen beiden Arten drückt sich auch in unterschiedlichen Massen der Skelettelemente aus:

	C. miocaenicum		*C. bavaricum*	
Astragalus	NMB Spa 184	8,6 × 4,7	BSPGM 1940V48	7,5 × 4,3 (gerollt)
Calcaneus ohne Epiphyse (L)	NMB Spa 183	14,7	BSPGM 1940V229	14,4
			BSPGM 1940V228	14,4

Es bleibt also insgesamt festzuhalten, dass *C. bavaricum* eine morphologisch *C. miocaenicum* sehr nahestehende Art ist, die von der letzteren ausser durch etwas geringere Dimensionen hauptsächlich durch weniger weit fortgeschrittene Verkürzung der Prämolarenreihe und in einzelnen Merkmalen unterschiedlichem Bauplan der Prämolaren abweicht.

---

[3]) Bei den Massen von *C. miocaenicum* beziehe ich mich hier und im folgenden auf die von mir am Material der Basler Sammlung gemessenen Werte; die von CRUSAFONT et al. (1955) gegebenen Werte werden nur insoweit berücksichtigt, wie dies zur Ermittlung der Variationsbreite notwendig ist, da nicht feststellbar ist, wie sie im einzelnen genommen wurden.

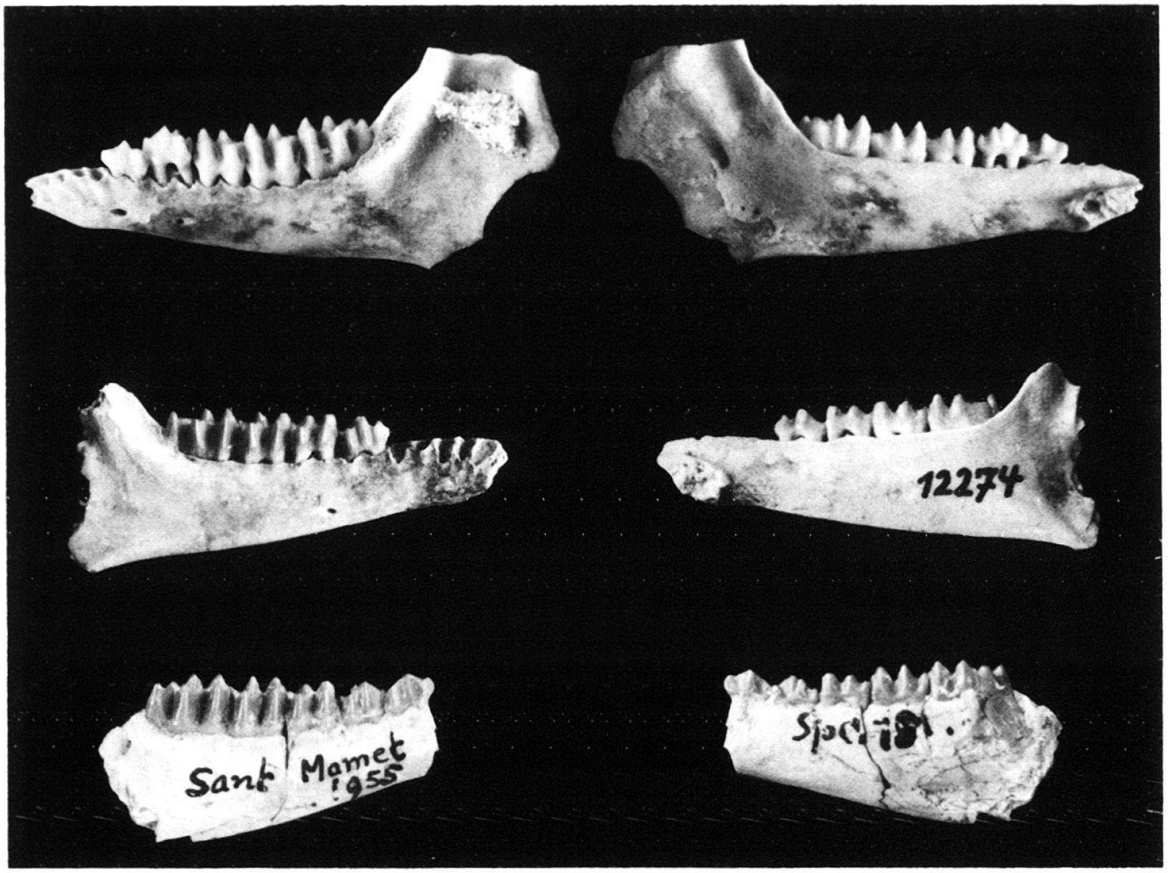

Fig. 3. Mandibularbezahnungen miozäner Cainotheriidae.

Oben: *Cainotherium huerzeleri* n.sp.; Mandibula sin. mit P_3–M_3 (BSPGM 1970 XVIII 6941, Paratypus); Steinberg.

Mitte: *Cainotherium bavaricum* BERGER; Mandibula dext. mit P_4–M_3 (BSPGM 1937 II 12274, Holotypus); Wintershof-West.

Unten: *Cainotherium miocaenicum* CRUSAFONT et al.; Mandibularfragment dext. mit P_3–M_3 (NMB Spa. 181); Sant Mamet.

Linke Reihe: von labial; rechte Reihe: von lingual. × 1,5.

Vergleich der Populationen von Wintershof-West und Schnaitheim

BERGER hat die *Cainotherium*-Funde von Wintershof-West und Schnaitheim 1 als einheitliche Population behandelt. Es erscheint daher interessant, durch einen Vergleich der Materialien beider Fundstellen zu überprüfen, wie weitgehend die Übereinstimmung zwischen beiden nach DEHM (1939) etwa gleichaltrigen Fundkomplexen tatsächlich ist. Dimensionell fallen die Zähne beider Fundstellen in den gleichen Verteilungsbereich (Fig. 5, 6): Einzig die beiden P^4 von Wintershof sind etwas kleiner als diejenigen von Schnaitheim. Bei der geringen Anzahl der Stücke und dem unerheblichen Grad der Abweichung kommt diesem Unterschied aber wohl keine Bedeutung zu. Die beiden Exemplare von P_1 und P_2 aus Schnaitheim sind mit einem feinen Cingulum umgeben, während ein solches den beiden P_1 und dem P_3 von Wintershof-West fehlt. Hierbei dürfte es sich ebenso um intraspezifische Variation handeln wie beim Verhalten des Vorderendes von P_1, welches beim

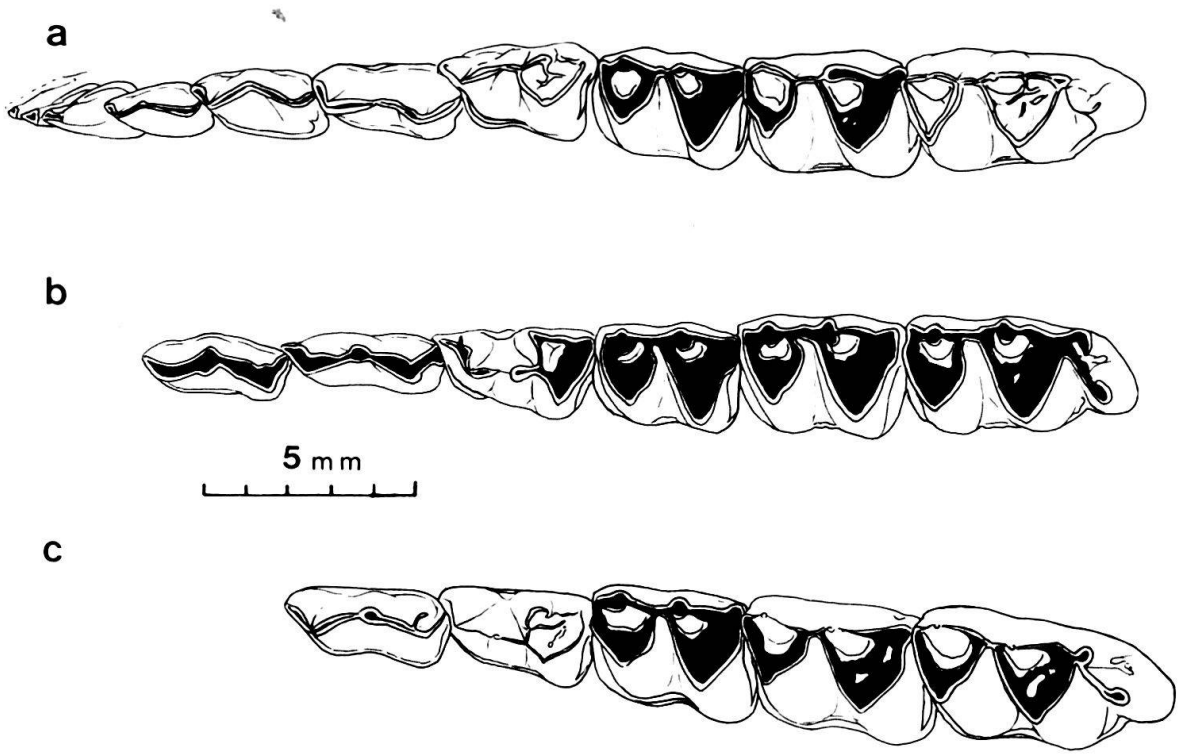

Fig. 4. Mandibularbezahnungen sin. miozäner Cainotheriidae (zusammengesetzt); von occlusal.
a = *Cainotherium huerzeleri* n. sp.; I_2-P_2 (BSPGM 1970 XVIII 7034), P_3-M_3 (BSPGM 1970 XVIII 6941, Paratypus); Steinberg.
b = *Cainotherium bavaricum* BERGER; P_2 (BSPGM 1940 V 191); P_3 (BSPGM 1937 II 12281), P_4-M_3 (BSPGM 1937 II 12274, Holotypus, invers); Schnaitheim (P_2) bzw. Wintershof-West (P_3-M_3).
c = *Cainotherium miocaenicum* CRUSAFONT et al.; P_3-M_3 (NMB Spa. 181, invers); Sant Mamet.

einzigen Schnaitheimer Exemplar scharf nach lingual abgeknickt ist, während es bei den beiden Wintershofer Exemplaren sich nur in leichtem Bogen lingualwärts wendet. Anders als beim Typus von *C. bavaricum* ist am P_4 der Grat vom Innenhügel zum Zahnhinterende sowohl in Wintershof-West als auch in Schnaitheim gewöhnlich unterbrochen. Von den drei aus Schnaitheim vorliegenden P^4 entspricht einer völlig den beiden aus Wintershof-West, ausser dass er wie die beiden anderen ein (in Wintershof fehlendes) Aussencingulum besitzt. Die beiden übrigen verfügen über schwächere, mehr an *C. miocaenicum* anklingende Styla, ein P^4 weist als Variante eine zusätzliche, vom Innenhügel gegen dessen Vordergrat laufende Schlaufe auf. Die Molaren - sowohl untere wie obere - verhalten sich an beiden Fundstellen weitgehend einheitlich. Wenn die Molaren auch in der Regel bei den Cainotheriiden innerhalb einer Gattung ohnehin wenig differentialdiagnostisch verwertbare Merkmale liefern, ergeben sich aus ihnen doch Anhaltspunkte für eine systematische Zusammengehörigkeit beider Populationen: Bei den M sup. aus Wintershof wie aus Schnaitheim bleiben Hintergrat des Protoconulus und Vordergrat des Protoconus in je der Hälfte der Fälle getrennt (Wintershof-West 6 von 12; Schnaitheim 6 von 13). Demgegenüber fallen das Fehlen des Sekundärhügels im Hintergrat des Protoconus bei einem M sup. aus Schnaitheim und die Verbindung der Grate von Protoconus und Protoconulus mit dem Vordergrat des Metaconulus

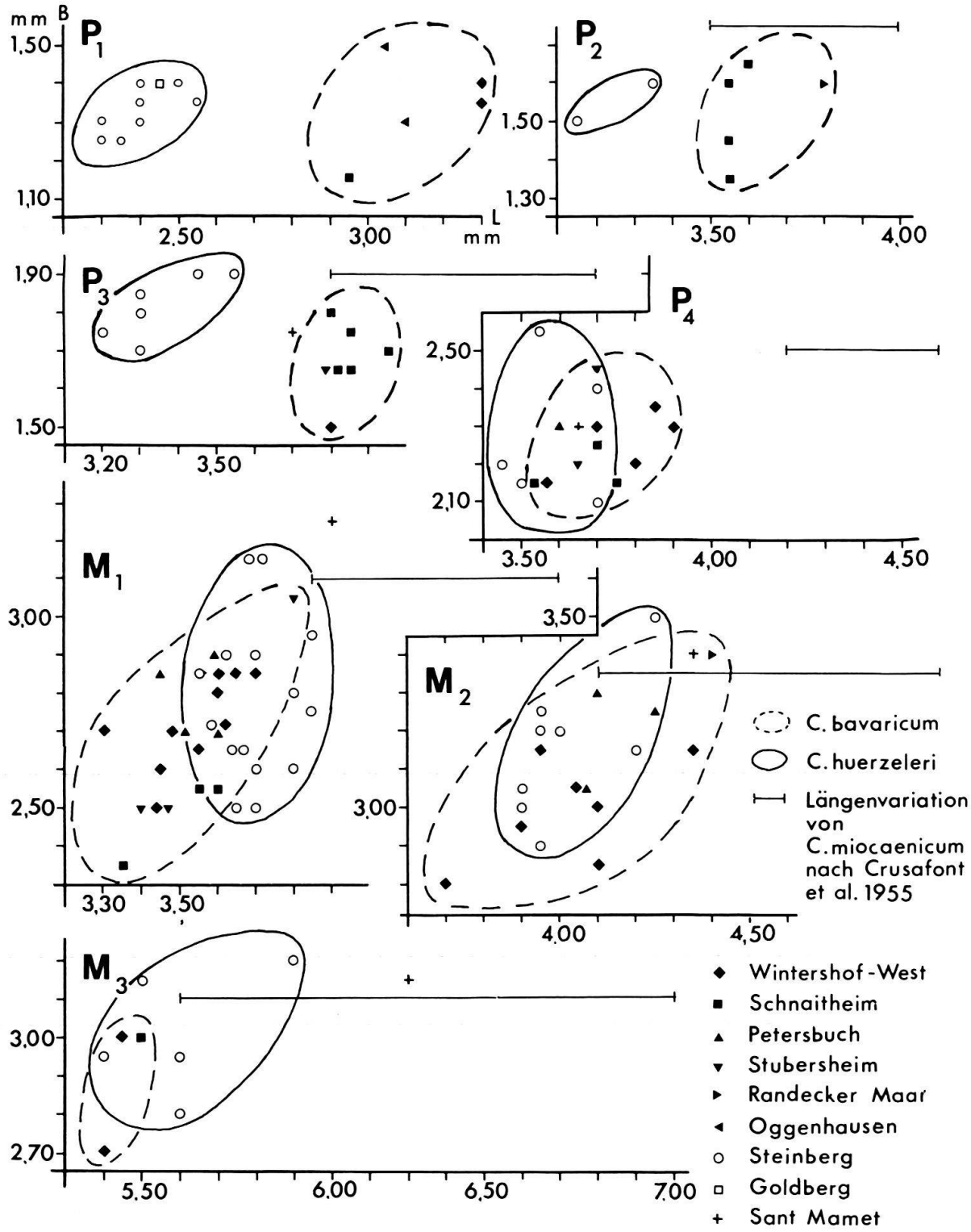

Fig. 5. Längen-Breiten-Diagramme der Mandibularzähne von *Cainotherium huerzeleri* n. sp. und *C. bavaricum* BERGER.

bei einem weiteren M sup. von dort nicht ins Gewicht; diese Besonderheiten sind auf das Konto der intraspezifischen Variabilität zu rechnen.

Die Analyse der beiden Populationen bestätigt also das Vorgehen BERGERS: Trotz einiger geringfügiger Unterschiede lassen sich die *Cainotherium*-Reste beider Fundstellen ohne weiteres in einer Art, *C. bavaricum*, zusammenfassen.

4. *Cainotherium huerzeleri* n. sp.

Die beiden Fundstellen Steinberg und Goldberg im Nördlinger Ries enthalten einen Cainotheriiden, der sich mit den bisher bekannten Arten nicht identifizieren lässt und daher hier als neue Art, *Cainotherium huerzeleri*, beschrieben wird.

4.1 *Cainotherium huerzeleri* vom Steinberg

Die Fundstelle Steinberg (früher Spitzberg) hat schon im vergangenen Jahrhundert erste Kleinsäugerreste geliefert (SCHLOSSER 1884). Im Jahre 1969 wurde dann beim Bau eines Wasserreservoirs auf der Kuppe dieses Hügels (Blatt Deiningen, r43 98 820, h54 10 740) eine Kleinsäugerfauna entdeckt, die vor allem durch die aussergewöhnlich gute Erhaltung (z. B. unverdrückte, vollständige Schädel) der in einen Süsswasserkalk eingebetteten Fossilreste bemerkenswert ist (HEIZMANN & FAHLBUSCH, in Vorbereitung). Vergleichsweise selten ist in dieser knapp 20 Säugerarten umfassenden Fauna auch eine neue *Cainotherium*-Art enthalten:

Cainotherium huerzeleri n. sp.

Derivatio nominis. - Zu Ehren von Herrn Dr. Johannes Hürzeler, Basel, dem die grundlegende, monographische Bearbeitung der Cainotherien zu verdanken ist.

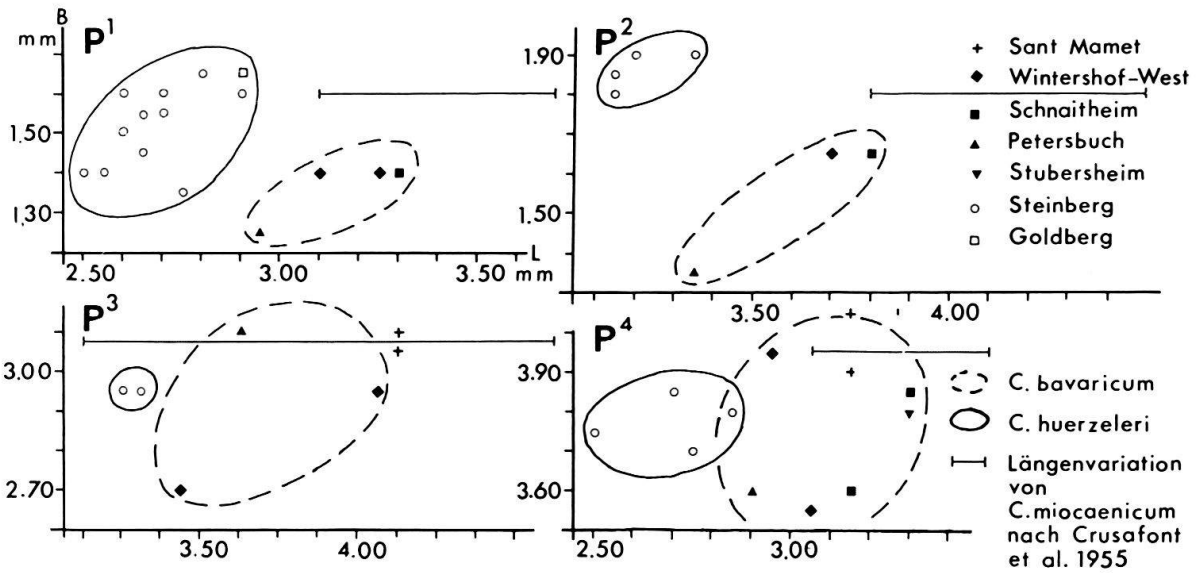

Fig. 6. Längen-Breiten-Diagramme der oberen Prämolaren von *Cainotherium huerzeleri* n. sp. und *C. bavaricum* BERGER.

Holotypus. - Beschädigter Schädel eines voll adulten Tiers mit P^3-M^3 sin. et dext. (M^3 sin. beschädigt). BSPGM 1970 XVIII 6916 (Fig. 7).

Paratypus. - Im Bereich von Processus coronoideus und Processus angularis beschädigte Mandibula sin. mit P_3-M_3 und Alveolen von I_1-P_2. BSPGM 1970 XVIII 6941 (Fig. 3, oben, Fig. 4a).

Locus typicus. - Steinberg im Nördlinger Ries (Bayern).

Stratum typicum. - Süsswasserkalk, Unter-Astaracium, NM 6.

Diagnose. - Kurzschnauzige, kleinwüchsige Art der Gattung *Cainotherium* mit ausgeprägter Verkürzung der Prämolaren (vgl. auch Differentialdiagnosen gegenüber *C. bavaricum* und *C. miocaenicum*, S. 803/804).

Material. -
1 Schädel
1 Palatinum mit Milchbezahnung
7 Maxillarfragmente
30 Mandibeln bzw. Mandibularfragmente
137 isolierte Zähne

		L			B		
	N	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.	Max.
P_1	8	2,30	2,40	2,55	1,25	1,32	1,40
P_2	2	3,15	3,25	3,35	1,50	1,55	1,60
P_3	6	3,20	3,35	3,55	1,70	1,80	1,90
P_4	5	3,45	3,60	3,70	2,10	2,30	2,60
M_1	15	3,55	3,70	3,85	2,50	2,75	3,15
M_2	8	3,90	4,00	4,25	2,90	3,15	3,50
M_3	5	5,40	5,60	5,90	2,80	3,00	3,20
D_2	9	2,55	2,70	2,90	1,40	1,50	1,55
D_3	23	3,05	3,30	3,55	1,65	1,80	1,90
D_4	18	3,80	4,00	4,15	2,00	2,30	2,50
P^1	11	2,50	2,65	2,90	1,35	1,50	1,65
P^2	4	3,10	3,17	3,25	1,80	1,85	1,90
P^3	2	3,30	3,32	3,35		2,95	
P^4	4	2,50	2,70	2,85	3,70	3,77	3,85
[4])M^1	3	3,80	3,90	3,95	4,45	4,60	4,75
[4])M^2	2	4,45	4,50	4,55	5,25	5,35	5,45
[4])M^3	1		4,70			5,45	
D^2	18	3,15	3,25	3,45	1,65	1,75	1,90
D^3	21	3,45	3,65	3,90	2,80	3,05	3,35
D^4	13	3,30	3,45	3,70	3,65	3,85	4,00

[4]) Vermessen wurden nur M sup., deren Position im Kiefer gesichert ist.

Beschreibung des Holotypus. - Dem Schädel, der weitgehend aus dem ihn umgebenden Süsswasserkalk ausgeätzt wurde, fehlt das rostrale Ende einschliesslich der Bezahnung vor P^3. Ein isolierter P^2 sin. (BSPGM 1970 XVIII 7102) stammt nach Erhaltung und Abkauungsgrad allerdings mit grosser Wahrscheinlichkeit vom gleichen Individuum. Ebenfalls nicht mehr vorhanden sind der grösste Teil der Schädelbasis, die beiden Jochbögen und der überwiegende Teil der rechten Seite der Schädelkalotte. Diese Erhaltung mit eröffnetem Hirnschädel ist bezeichnend für viele Säugerschädel vom Steinberg und gibt einen Hinweis darauf, dass es sich hierbei um Frassreste von Raubvögeln handelt.

Das Prämaxillare, dessen caudalster Sporn beidseitig noch erhalten ist, trennt wie bei *C. laticurvatum* das Maxillare völlig vom Nasale, indem es sich zwischen die beiden Knochen schiebt; es reicht aber noch weiter nach caudal als bei jener Art, nämlich fast bis ans Hinterende der Nasalia. Linksseitig finden sich auf dem Prämaxillarfortsatz einige kleine Foramina, die denjenigen entsprechen, die HÜRZELER (1936, S. 24) vom Lateralrand der Nasalia von *Cainotherium* beschreibt.

Die beiden spangenförmigen Nasalia, von denen ebenfalls nur der hintere Abschnitt erhalten ist, sind relativ breit. Lateral werden sie wie erwähnt fast gänzlich von den Prämaxillaria begrenzt, was mit der Verkürzung des rostralen Schädelabschnitts in Zusammenhang stehen dürfte. Ihr Querschnitt ist, bedingt durch die Einsenkung der Medialsutur, in der sie aneinanderstossen, gegen rostral hin zunehmend konvex, während eine solche Einsenkung sonst bei Cainotherien höchstens angedeutet ist. Caudal enden sie spitzbogenförmig auf Höhe von M^1/M^2.

Das Frontale ist wie das Nasale vergleichsweise breit und verzahnt sich rostral mit dem Prämaxillare. Ein lateraler Sporn läuft wie bei *C. laticurvatum* und *Caenomeryx* an diesem entlang bis auf Höhe des P^3. Caudal endet das Frontale in leicht S-förmig geschwungener Linie auf Höhe des Hinterrandes der Orbita. Die oberen Orbitaränder sind, wie bei Cainotherien üblich, etwas aufgebogen. Gegen medial sind die Frontalia in ihrem caudalen Abschnitt leicht aufgewölbt, so dass in Lateralansicht ein deutlicher Stirn-Nasen-Knick entsteht. Auch bei diesem Merkmal ist ein Zusammenhang mit der Verkürzung der rostralen Schädelpartie zu vermuten. Normalerweise ist das Schädelprofil bei Cainotherien dagegen ziemlich flach und nur bei Jungtieren wegen der allometrischen Entwicklung des Gehirns ein solcher Stirn-Nasen-Knick vorhanden.

Der Canalis supraorbitalis öffnet sich in je zwei Foramina supraorbitales beiderseits der Medialsutur auf Höhe des Vorderrandes der Orbita, während sonst bei Cainotherien nur je ein solches Foramen vorhanden ist. Die Supraorbitalrinnen selbst sind nur schwach angedeutet. Sie konvergieren auf dem Frontale viel stärker als bei dem von HÜRZELER (1936, Fig. 16) abgebildeten *Cainotherium*-Schädel und verlaufen dementsprechend auf den Nasalia viel näher an der Medianen. Rostral wenden sie sich wieder nach lateral und enden auf Höhe des Vorderrandes der Ethmoidallücke.

Diese ist wie bei *Caenomeryx* gross, ihre Begrenzung ist ringsum scharfkantig, ihr vorderer Rand also nicht verdickt und gerundet, wie HÜRZELER für *C. laticurvatum* angibt.

Der faciale Teil des Lacrimale ist wie bei *C. laticurvatum* grossflächig und leicht eingedellt. Die Kontaktfläche zum Jugale ist im Vergleich zu dieser Art allerdings

sehr schmal. Die Proportionen der vom vorderen oberen Orbitalwinkel gegen die Ethmoidallücke ziehenden Sutur zwischen Lacrimale und Frontale entsprechen etwa denen, die bei *Caenomeryx* zu beobachten sind. Eine Incissura supralacrimalis ist einseitig (rechts) angedeutet; das nach HÜRZELER bei *Cainotherium* und *Caenomeryx* gewöhnlich wohlausgebildete Foramen supralacrimale fehlt dagegen. Die Dimensionen des orbitalen Lacrimalanteils sind nicht feststellbar, da die Augenhöhlen aus Stabilitätsgründen nicht freigeätzt werden konnten.

Auffälligstes Merkmal der Maxillaria ist die im Vergleich zu *C. laticurvatum* und *Caenomeryx* geringe Höhe ihres facialen Anteils. Das grosse Foramen infraorbitale öffnet sich über der Vorderwurzel von P^4 und liegt damit geringfügig weiter caudal als gewöhnlich bei Cainotherien. In seinem Bereich führen zwei weitere kleine Foramina gegen rostral ins Schädelinnere. Bedingt dadurch, dass die Orbita relativ weit hinten am Schädel liegen (Vorderrand auf Höhe der Hinterwurzel von M^2), endet auch die Crista masseterica rostral bereits über dem Hinterende von M^1 und damit etwas weiter caudal als bei *C. laticurvatum* und *Caenomeryx*.

Der Gehirnschädel ist vor allem durch seine grosse rostrale Breite hinter den Orbitae und durch das starke Abfallen seiner Profillinie nach caudal charakterisiert.

Die Parietalia bilden in ihrem caudalen Teil einen kräftigen medialen Sagittalkamm, der sich gegen rostral aber rasch teilt und beiderseits in sanftem Bogen als Linea temporalis zur dorsalen Wurzel des Processus postorbitalis verläuft. Durch die weit caudal gelegene Aufspaltung des Sagittalkamms gewinnt das Parietale einen weit grösseren Anteil an der Stirnfläche, als dies bei Cainotherien im allgemeinen üblich ist. Rostral greift das Parietale ähnlich wie bei *C. laticurvatum* bis auf den Processus postorbitalis über. Der erwähnten Aufwölbung des Schädels im Bereich des Frontale entspricht ein in Seitenansicht gegenüber anderen Cainotherien starkes Abfallen nach caudal im Bereich des Parietale. Auch dies ist als Konservierung eines Merkmals eines juvenilen Ontogeniestadiums zu verstehen. Ähnlich zu interpretieren ist die allgemein geringe Verknöcherung der Schädelnähte. Es bleibt aber festzuhalten, dass nach dem Abkauungsgrad der Bezahnung ein voll adultes Individuum vorliegt.

Die Protuberantia occipitalis externa wird wie bei anderen Cainotherien vom Occipitale gebildet. Da die Crista temporalis scharfkantig ausgebildet ist, hebt sich die Protuberantia occipitalis besonders deutlich ab, und dadurch wird die Kontaktzone zwischen Temporale und Occipitale rinnenförmig eingetieft. Die Parietotemporalsutur liegt vergleichsweise weit ventral, infolgedessen reicht das Temporale weniger gegen die Protuberantia occipitalis externa superior hinauf als bei *Caenomeryx* oder *C. laticurvatum*.

Vom Hinterhaupt ist nur ein kleines Stückchen erhalten, welches zeigt, dass die Mediane (Protuberantia vermiana) wie bei anderen Cainotherien stark vorgewölbt ist.

Die Schädelbasis fehlt weitgehend. Ein Petrosum (sin.) ist in situ erhalten, wegen der teilweisen Einbettung im Gestein aber nicht im einzelnen mit den Petrosa anderer Cainotherien vergleichbar.

Fig. 7. *Cainotherium huerzeleri* n. sp. Beschädigter Schädel (BSPGM 1970 XVIII 6916, Holotypus); Steinberg; oben: von dorsal; Mitte: von ventral; unten: von lateral. ×2.

Am knöchernen Gaumen endet das Palatinum rostral spitzbogenförmig auf Höhe des Hinterrandes von M^1. Die Foramina palatina liegen in seinem Vorderrand auf Höhe von M^2 und damit - vermutlich bedingt durch die Kürze des Palatinums - relativ weit hinten. Wie bei anderen Cainotherien sind weitere, zusätzliche, kleine Foramina vorhanden. Die caudalen Palatinalfortsätze sind relativ breit; ihr gegen den Gaumen gerichteter Rand ist nach medial umgeschlagen, so dass der Nasenchoanengang etwas eingeengt wird. Dieser Rand bleibt im Gegensatz zu anderen Cainotherien auf Höhe des Gaumendaches, ist also nicht gegen das Dach des Nasenchoanengangs eingezogen, wodurch letzterer besonders tief wird. Der Übergang der Palatinalfortsätze in die palatinale Gaumenplatte erfolgt ähnlich wie bei *C. laticurvatum* auf Höhe der Mitte von M^3 und damit deutlich weiter aboral wie bei *Caenomeryx*. Dies ist ein weiteres Merkmal, bei dem ein Zusammenhang mit der Verkürzung des gesamten Gaumens zu erkennen ist. Eine Spina nasalis posterior fehlt, wobei nicht zu klären ist, ob es sich um ein primäres Fehlen oder um einen Artefakt handelt. Das Dach des Nasenchoanengangs bietet eine Besonderheit: Das Praesphenoid wird nicht wie bei anderen Cainotherien vom Palatinum ventral überdeckt, sondern es bildet selbst das Dach des Nasenchoanengangs, liegt also zwischen den Palatina und ist mit diesen durch Suturen verbunden.

Der ganze vordere Abschnitt der Bezahnung vor P^3 fehlt zusammen mit der rostralen Schädelpartie. Ein bereits erwähnter, isoliert gefundener, völlig ausgekauter P^2 sin. (BSPGM 1970 XVIII 7102) stammt allerdings mit grosser Wahrscheinlichkeit vom Typusschädel, da er den gleichen Abkauungsgrad aufweist wie dessen übrige Bezahnung und in die erhaltenen Alveolen dieses Zahnes passt. Wegen der starken Auskauung lässt der Zahn ausser einer merklichen Verkürzung keine weiteren Einzelheiten erkennen.

P^3 ist wie P^2 ebenfalls stark usiert, sein Umriss lässt wie bei jenem eine deutliche Verkürzung gegenüber sämtlichen anderen *Cainotherium*-Arten erkennen. Diese Verkürzung ist auch für den P^4 charakteristisch, gleichzeitig sind die Prämolaren relativ breiter als diejenigen anderer miozäner Cainotherien. Sowohl P^3 wie P^4 verfügen über ein feines Aussencingulum, P^4 auch über ein schwaches vorderes Lingualcingulum. Para- und Metastyle sind an P^4 kräftig. Die sichelförmige Grube zwischen Innen- und Aussenhügel ist durch ein vom Innenhügel gegen den Lingualhang des Aussenhügels gerichtetes Grätchen unterteilt. Eine weitere Einengung erfährt diese Grube durch den in den Hintergrat des Innenhügels eingelagerten Sekundärhügel. Den rostralen Teil der Grube füllt grossenteils ein Längsgrat, der beim P^4 dext. eine Querverbindung zum Vordergrat des Innenhügels besitzt. Ein ähnliches, wenngleich schwächeres Grätchen kommt auch beim P^4 von *C. bavaricum* vor.

Die Molaren haben den für die Cainotherien typischen Aufbau aus fünf halbmondförmigen Hügeln. M^1 ist merklich kleiner als die beiden hinteren Molaren. Alle Molaren besitzen in den Tälern zwischen den Stylarbasen ein feines Aussencingulum. Das Vordercingulum entspricht in seiner Stärke etwa dem von *C. miocaenicum*. Die Grate von Protoconus und Protoconulus sind bei allen Molaren mit Ausnahme von M^1 dext. miteinander verbunden, ein eher untypisches Verhalten: Das Vergleichsmaterial zeigt, dass bei *C. huerzeleri* ähnlich wie bei *C. miocaenicum* gewöhnlich diese Grate nicht oder nur an ihren Basen verbunden sind. Die

Grate von Protoconus, Proto- und Metaconulus sind einfach gebaut ohne eingeschaltete Zusatzgrätchen, lediglich ein Sekundärhügel im Hintergrat des Protoconus ist bei M^2 und M^3 vorhanden, beim M^3 entsendet dieser Sekundärhügel einen Grat nach rostral in die Grube zwischen Protoconus und Metaconulus, so dass also insgesamt von M^1 zu M^3 eine zunehmende Komplikation im Bau des Protoconus-Hintergrates zu registrieren ist. Im Tal zwischen Protoconus und Protoconulus finden sich bei M^2 und M^3 Schmelzperlen, die den Basalpfeilern anderer Selenodontier entsprechen.

Weiteres Bezahnungsmaterial von C. huerzeleri. – Das am Typusschädel nicht erhaltene Vordergebiss liegt in einem Maxillarfragment dext. mit C–P^2 und den Alveolen von I^1–I^3 (BSPGM 1970 XVIII 7035) und in einer Reihe isolierter Einzelzähne vor. Aus den Dimensionen der Alveolen ersichtlich, nimmt die Grösse der Incisiven wie bei Cainotherien aus dem Agenium von I^1 zu I^3 ab. Der prämolariforme Canin ist einwurzelig und einspitzig. Seine Krone ist gegenüber der Wurzel etwas nach lingual abgeknickt, die Spitze aus der Zahnmitte gegen rostral verlagert. Der linguale Umriss ist weniger gerundet als der labiale. Den ganzen Zahn überzieht in der Medianen ein Längsgrat. Ein feines linguales Cingulum ist vorhanden, ein labiales Cingulum bei einem Zahn angedeutet.

P^1 ist auffallend kurz und breit. Die Spitze des zweiwurzeligen Zahns liegt über der Vorderwurzel, also deutlich vor der Zahnmitte. Der Zahn ist etwas korrodiert, an frischen Exemplaren ist aber gut zu erkennen, dass ein Aussencingulum angedeutet, ein Innencingulum wohlentwickelt ist. An unangekauten Exemplaren erkennt man auch, dass sich der Längsgrat rostral zu einem parastylartigen Spitzchen erhebt und dass sich auf seinem von der Hauptspitze gleichmässig gegen die Kronenbasis hinaufziehenden hinteren Abschnitt andeutungsweise ein weiteres Hügelchen abzeichnet. Auffällig ist die sonst bei Cainotherien nicht in dem Masse anzutreffende Einziehung der labialen Kronenbasis im mittleren Zahnbereich, die sich auch an P^2 und P^3 wiederfindet.

Der zweiwurzelige P^2 ist ähnlich gebaut wie P^1, sein Hügel aber mehr gegen die Zahnmitte zurückversetzt. Das Labialcingulum entspricht demjenigen von P^1, das

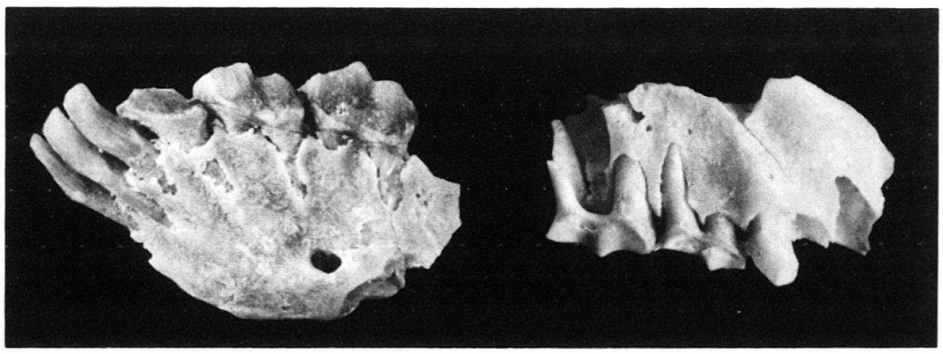

Fig. 8. Vorderbezahnung von *Cainotherium huerzeleri* n. sp. vom Steinberg.

Links: Mandibularfragment sin. mit I_2-Fragment und I_3–P_4 (BSPGM 1970 XVIII 7034).
Rechts: Prämaxillar-/Maxillarfragment dext. mit C–P^2 und Alveolen von I^1–I^3 (BSPGM 1970 XVIII 7035).
Von labial. ×4.

Lingualcingulum dagegen ist merklich kräftiger als bei jenem. Wie an P^1 ist das rostrale Ende des über den ganzen Zahn verlaufenden Längsgrates bei den nicht-korrodierten Stücken zu einer parastylartigen Spitze erhoben. Die Hinterwurzel ist gegenüber der vorderen verbreitert und kann sich distal spalten.

P^3 ist nur vom Typusschädel bekannt, P^4 liegt dagegen in zwei weiteren frischen Exemplaren vor. Dieser Prämolar fällt durch sein kompliziertes Zahnmuster auf. Der Hintergrat des Innenhügels ist bei einem der beiden Zähne vor dem Sekundärhügel unterbrochen; von letzterem läuft ein Grat nach lingual zur Basis des Innenhügels, so dass der Eindruck entsteht, als nähme der Sekundärhügel Verbindung zu einem - sonst bei *Cainotherium* nicht vorhandenen - hinteren Lingualcingulum auf. Die Grube zwischen Aussen- und Innenhügel ist durch mehrere Grätchen untergliedert: Das auch am Typus zu beobachtende Grätchen im rostralen Teil der Grube ist einmal wie bei diesem isoliert, bei einem weiteren P^4 ist es nur angedeutet und steht mit dem Vordergrat des Lingualhügels in Verbindung. Vom Innenhügel zieht ein Grat nach posterolabial, der durch den grössten Teil des hinteren Abschnitts der Grube zieht. Über eine Querverbindung steht dieser Grat mit dem Sekundärhügel im Hintergrat des Lingualhügels in Verbindung. An der Stelle, wo Querverbindung und Posterolabialgrat zusammentreffen, erhebt sich letzterer zu einem Spitzchen. Bei einem der beiden P^4 (BSPGM 1970 XVIII 6923) geht wie beim Typus ein weiterer Grat vom Innenhügel direkt nach labial, ohne aber den Lingualhang des Aussenhügels zu erreichen. Anders als beim Typus existiert bei beiden isolierten P^4 labial zwischen den Styla ein Cingulum. Bei der geringen Anzahl von Vergleichsstücken ist nicht sicher zu beurteilen, ob die an drei der vier vorhandenen P^4 zu beobachtende Komplikation im Gratbau für *C. huerzeleri* typisch ist.

Allerdings neigen auch die M sup. zu solchen Komplikationen: Wie bereits bei der Beschreibung des Typus erwähnt, sind bei den oberen Molaren die Grate von Protoconus und Protoconulus gewöhnlich getrennt oder nur an der Basis miteinander verbunden; dabei ist eine Tendenz zur Verbindung der beiden Grate oft durch ein vom Hintergrat des Protoconulus gegen den Vordergrat des Protoconus gerichtetes Grätchen angedeutet. Aber auch gegen rostral in die vordere Zahngrube entsendet der Hintergrat des Protoconulus mitunter einen kurzen Sporn. Häufiger noch findet sich ein entsprechender Sporn am Vordergrat des Metaconulus. Ganz vereinzelt geht von diesem Grat auch ein Sporn gegen das Ende des Protoconulus-Hintergrats, ohne sich aber je mit diesem zu verbinden. Bei allen isolierten Molaren geht vom Sekundärhügel im Hintergrat des Protoconus ein kleiner Sporn in die hintere Zahngrube, so dass das Fehlen dieses Sporns an den M^1 des Typus wohl auf die starke Abkauung dieser Zähne zurückgeführt werden muss. Das Tal zwischen Protoconus und Protoconulus wird gegen lingual gewöhnlich von 1 bis 2, selten 3 Schmelzperlen abgeschlossen, die in ihrer Grösse beträchtlich variieren. Weniger Unterschiede finden sich in der Stärke der labialen Styla, zwischen denen sich jeweils ein feines Labialcingulum abzeichnet. Ebenfalls wenig variabel ist das Vordercingulum, das in seiner Stärke etwa dem von *C. miocaenicum* entspricht.

Wie an der Maxillarbezahnung sind auch an der Mandibularbezahnung die Prämolaren auffallend stark verkürzt. Am Paratypus (BSPGM 1970 XVIII 6941, Fig. 3, 4) sind zwar die Zähne vor P_3 ausgefallen, ein weiteres Mandibularfragment mit I_2-P_3 sin. (BSPGM 1970 XVIII 7034, Fig. 8) sowie eine ganze Reihe isolierter

Einzelzähne dokumentieren den rostralen Bezahnungsabschnitt aber recht gut. Die Zähne dieses Bereichs folgen einander lückenlos, wie dies für die Genera *Cainotherium* und *Caenomeryx* bezeichnend ist.

Von den Incisiven liegen nur ein fragmentärer I_2 und ein I_3 vor. Die Zähne sind einwurzelig, spatelförmig und decken sich mit der Beschreibung, die HÜRZELER (1936, S. 15) für die Incisiven von *Cainotherium* aus dem Agenium gibt. An I_3 ist ein deutliches Lingualcingulum erkennbar. Der Canin ist incisiviform und entspricht abgesehen von seiner beträchtlicheren Grösse und der stärker zurückgebogenen Krone dem I_3.

Der einwurzelige P_1 besitzt einen in Aufsicht spitzovalen Umriss. Er entspricht in seinem Bau P^1 insoweit, als er einhügelig ist, ein feines labiales und ein deutliches linguales Cingulum besitzt. Im über den ganzen Zahn verlaufenden Längsgrat ist bei ganz frischen Zähnen in Seitenansicht hinter dem Haupthügel mitunter ein weiteres Hügelchen angedeutet. Am Zahnhinterende geht der Längsgrat ins Lingualcingulum über. Die Übergangsstelle ist manchmal durch ein winziges Spitzchen gekennzeichnet. Rostral ist der Längsgrat im Gegensatz zu P^1 gegen lingual abgeknickt und bildet ein weiteres Hügelchen.

Der zweiwurzelige P_2 ist ähnlich gebaut wie P_1, nur weniger reduziert. Dementsprechend ist der Hügel hinter der Hauptspitze deutlicher. Da der Längsgrat von der hinteren lingualen Zahnecke ausgeht, nimmt er durch die Einschaltung von Haupthügel, hinterem Zwischenhügel und die rostrale Abknickung nach lingual insgesamt einen zickzackförmigen Verlauf. Die Krone hängt wie bei P_1 nach rostral über die Wurzeln über. Die Hinterwurzel ist distal gespalten.

P_3 entspricht fast völlig P_2, ist allerdings grösser, hochkroniger, und seine Krone hängt nicht nach rostral über. Ein im hinteren Zahnabschnitt vom Längsgrat nach lingual abzweigender Sporn, wie er bei Cainotherien aus dem Agenium und auch bei *C. miocaenicum* vorkommt, ist nicht vorhanden.

An P_4 ist die Verkürzung der Prämolarenreihe ebenfalls noch zu erkennen, da der Zahn, etwa gegenüber *C. miocaenicum*, in Längsrichtung gestaucht wirkt. Seine rostrale Hälfte mit Vorderlobus, Haupthügel, Innen- und Aussencingulum entspricht weitgehend P_3, dagegen macht sich in der hinteren Zahnhälfte eine fortgeschrittene Molarisierung bemerkbar, da dieser Zahnabschnitt mit einem Labial- und zwei Lingualhügeln unverkennbar dem selenodonten Bau der Molaren entspricht. Verstärkt wird dieser Eindruck noch dadurch, dass - vom Haupthügel ausgehend - ein Grat umlaufend diese Hügel verbindet, so dass eine zentrale Zahngrube entsteht. Diese Entwicklungsstufe ist bei *Cainotherium* bereits im Agenium erreicht. Ebenso tritt bereits zu dieser Zeit ein Quergrat in der zentralen Zahngrube auf, der sich bei *C. huerzeleri* ebenfalls wiederfindet. Dieser Quergrat neigt zur Verfältelung und Aufspaltung, wenn auch nicht so extrem, wie dies am Hinterlobus der Molaren der Fall ist. Die genannte Zahngrube ist nicht sehr tief, so dass sie vergleichsweise rasch ausgekaut wird. Ihre Umschliessung durch Grate ist nicht immer vollständig: Bei einem P_4 erreicht der vom Lingualhügel ausgehende Längsgrat die auf der posterolingualen Zahnecke sitzende Spitze nicht, so dass die Grube gegen lingual ein wenig geöffnet ist. Bei einem weiteren P_4 ist dieser Grat unmittelbar hinter dem Lingualhügel unterbrochen. Labial- und Lingualcingula

beschränken sich im wesentlichen auf den rostralen Zahnabschnitt, können aber auch auf den hinteren übergreifen. Ein Hintercingulum ist ebenfalls vorhanden.

Die hochkronigen Molaren bestehen wie bei selenodonten Artiodactylen üblich aus zwei Hügelpaaren, von denen das hintere etwas umfangreicher ist als das vordere, da es durch eine zusätzliche posterolinguale Spitze (Hypoconulid bei HÜRZELER) ergänzt wird. Die V-förmigen, von den Lingualhügeln nach labial laufenden Grate sind scharfkantig und umschliessen kleine Gruben, die wie bei P_4 rasch der Abkauung zum Opfer fallen. Die hintere dieser Gruben ist bei frischen Zähnen von einem Gewirr feiner Schmelzperlen und Grate erfüllt. Die lingualen Hügel sind durch einen durchgehenden Längsgrat verbunden, der bei ganz frischen Zähnen zwischen beiden Lingualhügeln andeutungsweise unterbrochen ist. Zwischen beiden Labialhügeln öffnet sich ein breites Tal, das durch ein zartes Cingulum gegen labial abgedämmt wird. Vorder- und Hintercingulum sind stärker ausgeprägt. M_1 unterscheidet sich strukturell nicht von M_2. Er ist insgesamt etwas kleiner wie jener. Wie bei fast allen Selenodontiern ist sein vorderer Zahnabschnitt gewöhnlich etwas schmäler als bei M_2, doch reicht dieser Unterschied nicht immer zu einer sicheren Unterscheidung isolierter M_1 und M_2 aus.

M_3 unterscheidet sich von den vorderen Molaren durch die Hinzugewinnung eines dritten Labialhügels. Obwohl aber das «Hypoconulid» der vorderen Molaren zurückversetzt wird und so ein drittes Hügelpaar entsteht, ist die Dreilobigkeit doch nicht vollständig, da dem dritten Labialhügel der Hintergrat fehlt und so die zwischen ihm und dem «Hypoconulid» liegende Grube nach posterolingual offenbleibt.

Mandibel. - Grössere Mandibelfragmente sind vom Steinberg vor allem von Jungtieren mit Milchbezahnung erhalten, deren Mandibeln schlank, niedrig und dementsprechend für Vergleiche mit Mandibeln adulter Cainotherien wenig geeignet sind. Lediglich zwei Mandibeln mit vollständiger Definitivbezahnung sind vorhanden: Der Paratypus (BSPGM 1970 XVIII 6941), der von einem subadulten Individuum mit gerade durchgebrochenem M_3 stammt, und eine weitere Mandibel (BSPGM 1970 XVIII 7101) von einem voll adulten Individuum. Die typische Zunahme der Mandibelhöhe mit zunehmendem Alter ist an diesen beiden Mandibeln gut ablesbar. Insgesamt entspricht die Form der Mandibel derjenigen, wie sie HÜRZELER (1936, S.49ff.) von *Cainotherium* aus dem Agenium beschreibt. Die Zunahme der Höhe des Corpus mandibulae von rostral nach aboral ist beim Cainotheriiden vom Steinberg freilich nicht so ausgeprägt. Die beiden Foramina mentalia liegen beim Paratypus unter der Vorderwurzel von P_3 und unter P_4, bei der anderen Mandibel unter der Hinterwurzel von P_3 und unter der Vorderwurzel von M_1. Sie liegen damit ungewöhnlich nahe beieinander: Im allgemeinen pflegt das vordere dieser Foramina bei *Cainotherium* unter P_2, das hintere unter dem Hinterende von P_4 zu liegen. Ein Zusammenhang mit der Verkürzung der Prämolarenreihe ist nicht auszuschliessen. Bei Jungtieren liegt das vordere Foramen im Bereich zwischen Hinterwurzel DP_2 und Vorderwurzel DP_3, das hintere zwischen DP_2/DP_3 und Hinterwurzel DP_4. Eine leichte Rückwärtsverlagerung im Verlauf der Ontogenese ist feststellbar. Ein Kinnknick unter der Vorderwurzel von P_2 ist deutlich ausgebildet. Die Alveolen von P_1-I_1 folgen einander in dichter Reihung. Sie wenden

sich in gleichmässigem Bogen zur Medianen und sind gegen rostral zunehmend gegen die Horizontale geneigt, so dass die Richtung des Zahnfachs von I_1 schliesslich der unteren Profillinie des Kiefers entspricht. Die Symphysenfläche reicht bis auf die Höhe von P_3 zurück und erreicht nur knapp die halbe Höhe der Mandibel. Bei Jungtieren reicht sie bis unter DP_2 oder bis zum Vorderende von DP_3. Es tritt also im Verlauf der Ontogenese eine leichte Verlängerung der Symphyse ein.

Vergleiche. - Die Cainotherien bilden eine vergleichsweise einheitliche Familie kleinwüchsiger Paarhufer. Dementsprechend umfasst diese Familie nur wenige Gattungen. Nach der Revision durch HÜRZELER (1936) können unter Beiseitelassung des Genus *Procaenotherium* HÜRZELER 1936, das laut Diagnose des Autors am Schädel keine Ethmoidalspalte besitzt und ausserdem nicht durch eine Art definiert ist, fünf Genera als gültig gelten: *Caenomeryx, Cainotherium, Oxacron, Paroxacron* und *Plesiomeryx*. Von diesen reicht nur das Genus *Cainotherium* bis ins Miozän.

Allerdings findet sich die Prämolarenverkürzung, das typische Merkmal des Steinberg-Cainotheriiden, teilweise auch bei den Genera *Caenomeryx* und *Plesiomeryx*, so dass auch diese in den Vergleich einbezogen werden müssen. Dagegen können die Genera *Oxacron* und *Paroxacron* wegen des primitiven Molarenbaus, des Fehlens einer Ethmoidallücke am Schädel und wegen der zeitlichen Beschränkung auf Obereozän und Oligozän von vorneherein ausgeschlossen werden.

Da die verschiedenen Cainotheriiden-Genera durch die Ausbildung des Prämaxillar-Frontalbereichs am Schädel deutlich unterscheidbar sind (HÜRZELER 1936, S. 93), ermöglicht der am Steinberg gefundene Schädel eine eindeutige generische Zuordnung. Das Genus *Caenomeryx* HÜRZELER 1936 kann allein schon wegen des sich bei diesem Genus nach aboral extrem erhöhenden Corpus mandibulae ausgeschlossen werden. Bei mir vorliegenden Schädeln von *Caenomeryx filholi* aus Gaimersheim ist aber auch der Kontakt zwischen Frontale und Prämaxillare entsprechend der Genusdiagnose HÜRZELERS gering bis fehlend, während diese beiden Knochen beim Steinberg-Cainotheriiden in breitem Kontakt miteinander verzahnt sind. Demgegenüber sind die in beiden Fällen insgesamt ähnlichen Proportionen des breiten und niedrigen Schädels als Parallelismus zu deuten. BERGER (1959) hat die Genusdiagnose von *Caenomeryx* neugefasst und erweitert, leider ist diese Redefinition wegen der Notwendigkeit der Anpassung an die neu in das Genus gestellten Materialien zwangsläufig wesentlich vager und unpräziser als die ursprüngliche Definition HÜRZELERS.

Wesentlich weitgehendere Übereinstimmungen finden sich noch mit dem Genus *Plesiomeryx* GERVAIS 1873. Die für dieses Genus typische Verkürzung der Prämolaren, die Ausbildung des Prämaxillar-Frontalbereichs am Schädel und die geringe Höhe der Mandibel finden sich am Steinberg-Material wieder. Entscheidender Unterschied ist aber das Fehlen eines Diastems vor P_2, welches definitionsgemäss nach HÜRZELER und BERGER das Genus *Plesiomeryx* kennzeichnet.

Mit der von BERGER (1959) gegebenen, relativ weit gefassten Gattungsdiagnose von *Cainotherium* BRAVARD 1828 stimmt das Steinberg-Material dagegen völlig überein bis auf die Tatsache, dass das Vordergebiss stark verkürzt ist. In den Einzelheiten des Schädelbaus finden sich freilich gegenüber *C. laticurvatum*, auf dem HÜRZELERS Definition des Genus *Cainotherium* im wesentlichen beruht,

zahlreiche Unterschiede, etwa der am Steinberg in Aufsicht hinter den Orbita wesentlich breitere Hirnschädel, die erst weit hinten erfolgende Vereinigung der Parietotemporalcristen oder der geringere Anteil der Palatina am Gaumen, um nur einige wenige Beispiele zu nennen. Es stellt sich damit die Frage, ob das Steinberg-Material nicht als eigenes Genus von *Cainotherium* abgetrennt werden sollte. Diese Frage nach einer möglichen Aufteilung des langlebigen Genus *Cainotherium* (Unteroligozän bis Mittelmiozän) stellte sich übrigens in anderem Zusammenhang auch schon BERGER beim Vergleich von *C. laticurvatum* mit *C. commune*. Wenn ich – wie BERGER – von einer solchen Aufteilung absehe, dann aus folgenden Gründen: Zunächst einmal erscheinen die angeführten Unterschiede im Vergleich zu den zahlreichen Übereinstimmungen, die einen phylogenetischen Zusammenhang der verschiedenen *Cainotherium*-Arten wahrscheinlich machen, nicht sehr gravierend. Zweifellos hat sich das Genus im Laufe seiner Entwicklung gewandelt. Aber die besonderen Merkmale der Bezahnung von *C. huerzeleri* etwa lassen sich unschwer von *C. bavaricum* ableiten. Ob das auch für die Merkmale des Schädelbaus zutrifft,

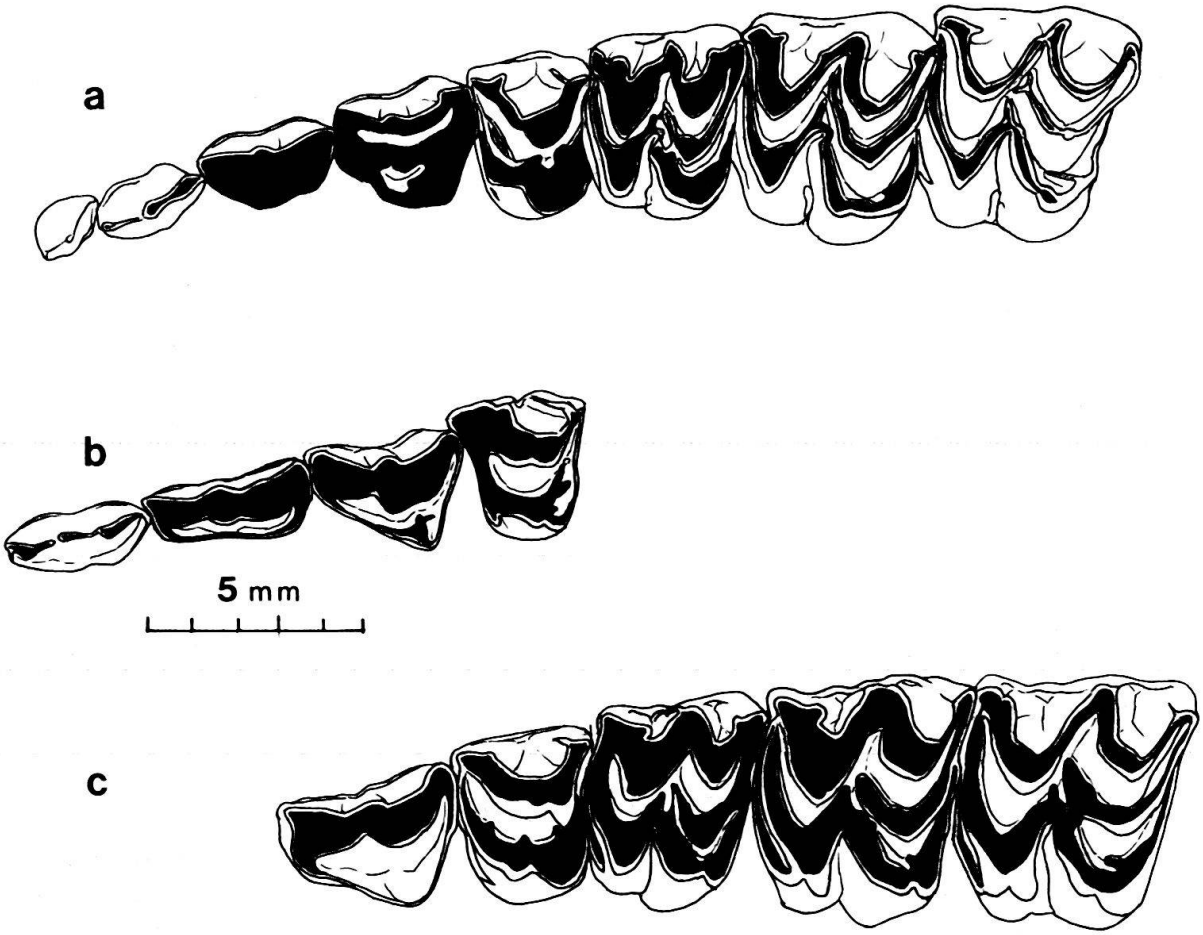

Fig. 9. Maxillarbezahnungen sin. miozäner Cainotheriidae (zusammengesetzt); von occlusal.

a = *Cainotherium huerzeleri* n. sp.; C–P^1 (BSPGM 1970 XVIII 7035, invers), P^2 (BSPGM 1970 XVIII 7102), P^3–M^3 (BSPGM 1970 XVIII 6916, Holotypus, M^3 invers); Steinberg.

b = *Cainotherium bavaricum* BERGER; P^1 (BSPGM 1937 II 13948), P^2 (BSPGM 1937 II 13949, invers), P^3–P^4 (BSPGM 1937 II 12282, invers); Wintershof-West.

c = *Cainotherium miocaenicum* CRUSAFONT et al.; P^3–M^3 (NMB Spa. 179, invers); Sant Mamet.

kann so lange nicht beurteilt werden, wie Schädelreste von *C. bavaricum* und *C. miocaenicum* fehlen. Es erscheint mir daher sinnvoller - zumindest bis auf weiteres - dem Konzept BERGERS eines relativ weit gefassten Genus *Cainotherium* zu folgen und das Material vom Steinberg diesem Genus zuzuordnen. Die von BERGER (1959, S. 39) gegebene Gattungdiagnose muss dann allerdings in einem Punkt geändert werden: «Oberer P^2 und untere P_2 und P_3 gestreckt» muss ersetzt werden durch «Prämolaren gestreckt oder verkürzt». Die durch diese erneute Erweiterung unvermeidlich zunehmend vage Definition des Genus *Cainotherium* (eine mangelnde Präzision, die auch für die Definition anderer Genera, etwa *Caenomeryx*, gilt) spiegelt meines Erachtens die Tatsache wider, dass es innerhalb der Cainotherien bei einem insgesamt nur geringen Trend zur Spezialisierung mehrfach zu sich parallel entwickelnden Anpassungen kommt.

Zu begründen bleibt noch die spezifische Sonderstellung von *C. huerzeleri* gegenüber den übrigen *Cainotherium*-Arten. Die zahlreichen, im vorigen Jahrhundert beschriebenen *Cainotherium*-Arten synonymierte HÜRZELER (1936) ausnahmslos mit *C. laticurvatum* GEOFFROY 1833, wobei er freilich offenliess, ob den stampischen Formen ein eigener spezifischer Rang (*C. commune* BRAVARD 1835) zukomme. Letztere Frage wurde von BERGER (1959) bejaht und anhand von Schädeln aus dem Quercy begründet. BERGER hält auch die Art *C. elongatum* FILHOL 1877 für valide, wobei er allerdings die Genuszuordnung mit einem Fragezeichen versieht. Diese beiden Arten entfallen schon wegen des grossen stratigraphischen Abstandes für einen direkten Vergleich. *C. laticurvatum* aus dem Agenium Frankreichs und Süddeutschlands scheidet wegen seiner grösseren Dimensionen und der extrem gestreckten Prämolaren ebenfalls aus.

Dagegen bestehen zu den beiden Arten *C. miocaenicum* CRUSAFONT et al. 1955 und *C. bavaricum* BERGER 1959 sowohl von der Grösse als auch vom Zahnbau her grössere Übereinstimmungen.

Von *C. bavaricum* unterscheidet sich *C. huerzeleri* bei fast gleichen Dimensionen durch:

- merkliche Verkürzung der Prämolaren (siehe Fig. 4, 9),
- breitere Vorderhälfte des P_4 und den weiter zurückversetzten Innenhügel an diesem Zahn,
- das Fehlen von Schmelzperlen in der Grube des dritten Lobus von M_3, die bei *C. bavaricum* fast stets vorhanden sind,
- häufiges Vorkommen eines vom Innenhügel gegen labial gerichteten Spornes an P^4,
- die geringere Tendenz zur Verbindung der Grate von Protoconulus und Protoconus und durch die grössere Neigung zur Ausbildung von Sekundärgrätchen und Schmelzperlen an den oberen Molaren.

Von *C. miocaenicum* unterscheidet sich *C. huerzeleri* durch:

- die etwas geringere Grösse,
- die Verkürzung der Prämolaren,
- das Fehlen eines Zusatzsporns an P_3,
- die grössere rostrale Breite des P_4 und seinen stärker zurückversetzten Innenhügel,

— schwächere Cingula an den unteren Molaren,
— stärker verkürzten Hinterlobus an M_3 und Fehlen von Schmelzperlen an diesem,
— schwächeres Vordercingulum an P^4.

Da mir nur wenige Vergleichsstücke von *C. miocaenicum* zur Verfügung standen, ist nicht auszuschliessen, dass sich das eine oder andere dieser Unterscheidungskriterien bei Untersuchung vollständigerer Populationen, wie sie in Spanien ja vorliegen, verwischt. Gleichwohl erlaubt die Summe dieser Unterschiede eine klare Trennung beider Arten.

Milchbezahnung. – Da der Anteil an Jungtieren unter den Cainotherien des Steinbergs ungewöhnlich hoch ist, sind die Elemente der Milchbezahnung besonders gut belegt.

Die beiden vorderen mandibularen, lactealen Prämolaren DP_2 und DP_3 entsprechen in ihrem Aufbau etwa P_3 und P_4 der Definitivbezahnung, sie sind gegenüber diesen aber nicht nur wie bei Milchzähnen üblich niedrigkroniger, sondern auch absolut und relativ verkürzt, worin sich die allometrische Verlängerung des Schädels im Verlauf der Ontogenese widerspiegelt. Die Hinterwurzel von DP_2 und beide Wurzeln von DP_3 und DP_4 neigen dazu, sich distal zu spalten.

DP_2 besitzt wie DP_3 ein feines, umlaufendes Cingulum. Sein Vorderlobus ist fast im rechten Winkel gegen lingual abgeknickt. Der Haupthügel bildet bei der Hälfte der 10 vorliegenden DP_2 einen feinen, gegen lingual gerichteten Sporn, auf der Labialseite kann ein weiterer Sporn angedeutet sein. Der Hinterhügel besitzt mit einer Ausnahme eine scharfe, labiale Kante, die von der Spitze zur Kronenbasis verläuft und sich dort mit dem Cingulum vereinigt. Bei zwei Zähnen geht vom Längsgrat knapp vor dem Hinterhügel gegen lingual ein kurzer Quersporn ab.

Der Umriss von DP_3 ist labial auf Höhe der Hauptspitze stark eingebuchtet. Die Hauptspitze selbst weist stets einen kurzen, gegen labial gerichteten Sporn auf, manchmal auch eine spornähnliche Kante auf der Lingualseite. Aus dem Längsgrat gliedert sich ausser Haupt- und Hinterhügel auch ein Vorderhügel im Bereich des Vorderlobus aus. In einem Fall geht vom Vorderhügel ein kurzer, gegen lingual gerichteter Grat ab. Vorder- wie Hinterhügel sind gegen labial scharfkantig. Ähnlich wie bei P_4 zweigt – *Cainotherium*-typisch – zwischen Haupt- und Hinterhügel vom Längsgrat ein gegen posterolingual gerichteter Grat ab, der zu einem Lingualhügel erhoben ist. Von diesem weist nahe der Ansatzstelle am Längsgrat

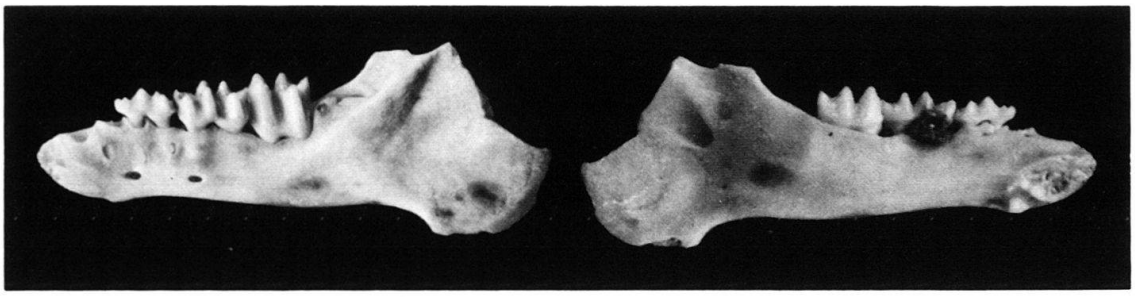

Fig. 10. *Cainotherium huerzeleri* n. sp. Mandibula sin. mit DP_3, DP_4 und M_1 (BSPGM 1970 XVIII 7018); Steinberg. Links: von labial; rechts: von lingual. ×2.

wiederum ein kurzer Sporn gegen posterolabial. In wenigen Fällen erreicht dieser Sporn den Hintergrat des Hinterhügels und dämmt damit das Tal zwischen diesem und dem vor ihm liegenden lingualen Innenhügel nach lingual ab, wie dies sonst für die DP_3 von *Caenomeryx* typisch ist.

Der DP_4 entspricht einem $M_{1/2}$, dem ein dritter Lobus rostral angeschlossen ist. Ein linguales Cingulum fehlt weitgehend; Vorder- und Hintercingulum sind dagegen wohlentwickelt, und auch die Quertäler zwischen den Loben sind gegen labial durch kurze Cingula abgeschlossen. Wie bei $M_{1/2}$ ist der hintere Lobus durch ein Stylid verlängert, und wie bei diesen enthält das Becken dieses Lobus bei nichtusierten Zähnen zahlreiche feine Grätchen. Ähnliche Grätchen, wenn auch nicht so zahlreich, finden sich im Becken des vorderen Lobus, wogegen das Becken des mittleren Lobus einfach gebaut ist.

Drei isolierte Zähne, die in ihrem Bau dem oberen Canin entsprechen, dabei aber kleiner, niedrigkroniger und schlankwurzeliger sind, interpretiere ich als DC sup.

DP^2 besitzt drei etwa gleich hohe, in der Zahnlängsachse hintereinander angeordnete, durch einen Längsgrat verbundene Hügel, wobei der Vordergrat des vorderen Hügels und der Hintergrat des hinteren Hügels jeweils etwas nach labial abgebogen sind. Wie bei $P^{1/2}$ ist in Aufsicht der Kronenumriss labial auf Höhe des mittleren Hügels eingebuchtet, aber auch lingual besteht eine, wenngleich schwächere Einbuchtung. Der ganze Zahn wird von einem Cingulum umgeben, das labial schmal, lingual dagegen breit ist. Eine beginnende Molarisierung drückt sich darin aus, dass der Zahn in seinem hinteren Abschnitt geringfügig verbreitert ist, ohne dass aber ein Lingualhügel ausgebildet ist, und darin, dass vereinzelt im Längsgrat kurz vor dessen aboralem Ende eine stylarartige Verdickung auftritt.

DP^3 ist im Umriss mehr oder weniger dreieckig, vereinzelt ist der rostrale Zahnabschnitt stärker abgeschnürt. Er wiederholt in der Längsreihung der drei

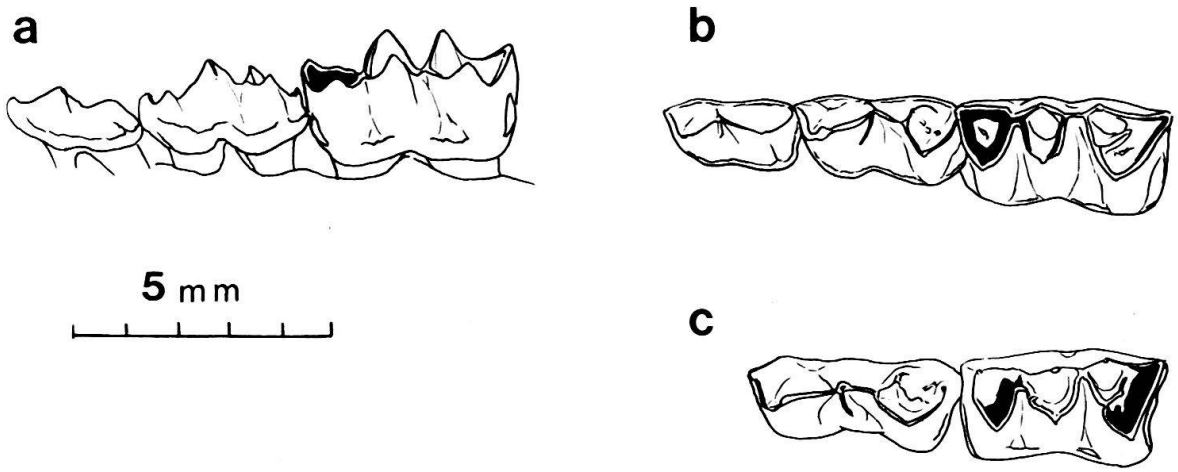

Fig. 11. Lactealbezahnung sin. von *Cainotherium huerzeleri* n. sp. (a, b) und *C. bavaricum* BERGER (c) (zusammengesetzt).

a = DP_2 (BSPGM 1970 XVIII 7000), DP_3–DP_4 (BSPGM 1970 XVIII 7018); Steinberg; von labial.
b = dieselben, von occlusal.
c = DP_3 (BSPGM 1940 V 197), DP_4 (1940 V 201, invers); Schnaitheim; von occlusal.

labialen Hügel die Anordnung von DP^2, ist aber in seinem hinteren Abschnitt durch einen zusätzlichen Innenhügel und einen Zwischenhügel viel stärker molarisiert. Betont wird diese Molarisierungstendenz noch durch ein kräftiges Mesostyle und ein wenig schwächeres Metastyle, so dass der ganze hintere Zahnabschnitt praktisch der hinteren Hälfte eines Maxillarmolaren entspricht. Das Mesostyle besitzt ausserdem fast immer zusätzlich einen kleinen labialen Sporn. Wesentlich schwächer ist dagegen das Parastyle. Der labiale Längsgrat, der die Aussenhügel miteinander verbindet, ist bei frischen Zähnen vor dem Mesostyle andeutungsweise unterbrochen. Das feine, unregelmässige Labialcingulum ist auf Höhe des vorderen Aussenhügels gewöhnlich zu einem, manchmal auch zwei Spitzchen erhoben. Die Grate im zentralen Zahnbereich sind ausgesprochen variabel: Der Vordergrat des hinteren Zwischenhügels endet in etwa der Hälfte der Fälle frei oder ist unterbrochen; sonst nimmt er über einen Verbindungsgrat Kontakt zum vorderen Innenhügel auf. Bei etwa zwei Drittel der vorliegenden DP^3 besitzt er zusätzlich einen gegen den hinteren Aussenhügel gerichteten Sporn. Der hintere Innenhügel liegt rostrolingual vom Zwischenhügel, sein Hintergrat geht in weit geschwungenem Bogen ins Hintercingulum über. In mehr als der Hälfte der Fälle spaltet sich analog zu den oberen Molaren von diesem Hintergrat ein kleiner Sporn gegen den Zwischenhügel ab. An der Abzweigungsstelle ist gewöhnlich ein winziges Sekundärhügelchen in den Grat eingeschaltet. Vor dem hinteren Lingualhügel ist aus dem Lingualgrat eine kleine, dem mittleren Labialhügel gegenüberliegende Spitze ausgegliedert: der vordere Lingualhügel, ein dem Protoconulus der oberen Molaren entsprechendes Hügelchen. An ihm zeigt sich, dass die Molarisierungstendenz auch auf den rostralen Abschnitt des DP^3 übergegriffen hat. Von dieser Spitze gehen zahlreiche Grate aus: Gegen den Lingualhügel, gegen den Vordergrat des Zwischenhügels und gewöhnlich zwei Grate gegen das Lingualcingulum, einer nach lingual und einer nach rostral. Der linguale Grat kann aber auch fehlen. Von den drei Wurzeln zeigen

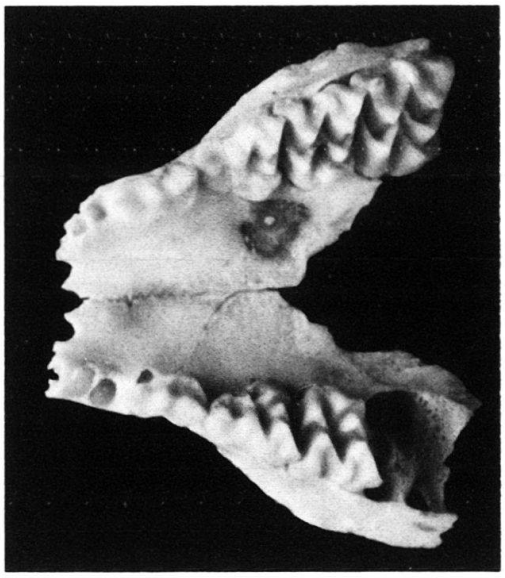

Fig. 12. *Cainotherium huerzeleri* n. sp. Palatinum mit DP^2–DP^4, M^1 sin. und DP^2–DP^4 dext. (BSPGM 1970 XVIII 7019); Steinberg; von occlusal. ×3.

die vordere und die linguale die schon bei den übrigen Decidui angeführte Tendenz zur Spaltung.

DP^4 ist eine verkleinerte, niedrigkronigere Ausgabe des M^1, der lediglich noch durch die stärkere Abschrägung der Labialkontur und durch die geringere linguale Breite von jenem abweicht. Wie bei den M sup. ist die Tendenz zur Verbindung der Grate im zentralen Zahnbereich gering und die Ausbildung zusätzlicher Sporne an den Graten sehr variabel.

Vergleiche. - Vergleiche der Milchbezahnung gestalten sich insofern als schwierig, da von *C. miocaenicum* gar keine und von *C. bavaricum* nur die mandibulare lacteale Bezahnung beschrieben sind. Die folgenden Vergleiche konzentrieren sich daher auf *C. bavaricum,* da mir von *C. miocaenicum* keine Decidui vorlagen. Auch von *C. bavaricum* sind von der Typuslokalität Wintershof-West keine Milchzähne bekannt, wohl aber einige wenige von Schnaitheim:

DP_3 sin.	(BSPGM 1940 V 197)	4,05 × 1,80
DP_4 dext.	(BSPGM 1940 V 201)	3,95 × 2,10
DP^3 sin.	(BSPGM 1940 V 232)	3,75 × 3,05
DP^4 sin.	(BSPGM 1940 V 233)	3,05 × 3,75
DP^4 dext.	(BSPGM 1940 V 209)	- × -

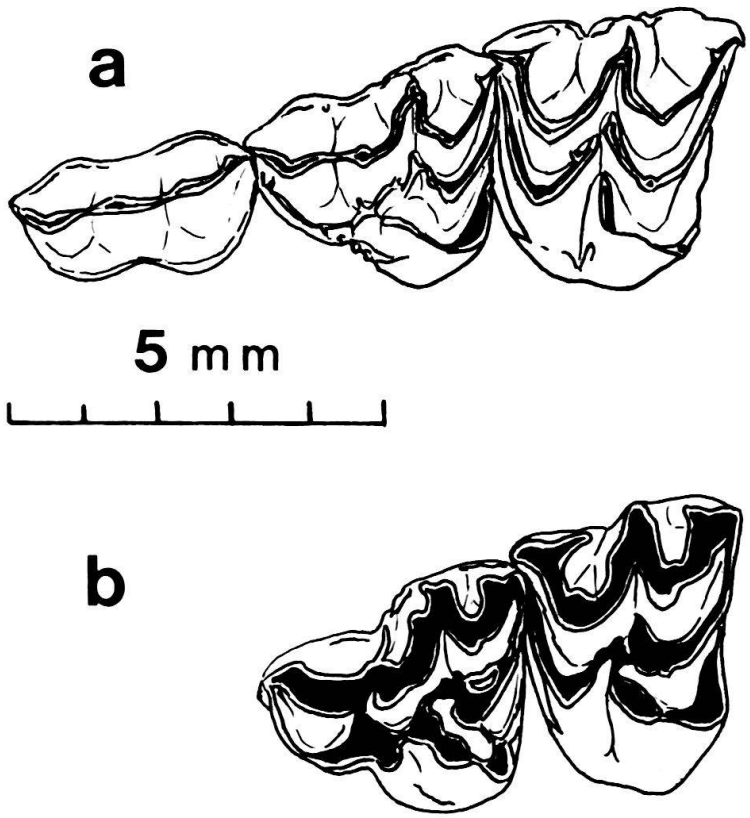

Fig. 13. Lactealbezahnung sin. von *Cainotherium huerzeleri* n. sp. (a) und *C. bavaricum* BERGER (b, zusammengesetzt); von occlusal.

a = DP^2-DP^4 (BSPGM 1970 XVIII 7019); Steinberg.
b = DP^3 (BSPGM 1940 V 232), DP^4 (BSPGM 1940 V 233); Schnaitheim.

BERGER (1959, S. 41/42) hat bereits auf die Unterschiede in der Milchbezahnung von *C. bavaricum* gegenüber *Plesiomeryx* und *Caenomeryx* hingewiesen. Hier sollen wegen der Möglichkeit eines direkten verwandtschaftlichen Zusammenhangs vor allem die Decidui von *C. bavaricum* und *C. huerzeleri* verglichen werden.

Was für die Definitivbezahnung gilt, trifft auch für die Milchbezahnung zu: Der vordere Bezahnungsabschnitt ist bei *C. huerzeleri* gegenüber *C. bavaricum* deutlich verkürzt. So ist der einzige aus Schnaitheim vorliegende DP_3 erheblich gestreckter als der entsprechende Zahn von *C. huerzeleri.* Ausserdem ist bei ihm der vom Haupthügel ausgehende Labialsporn länger als bei allen DP_3 vom Steinberg. DP_4 unterscheidet sich eigentlich nur durch sein schwächeres Vordercingulum von demjenigen von *C. huerzeleri.* Der einzige DP^3 von Schnaitheim lässt wegen starker Auskauung nur wenige Details erkennen, auffällig sind allerdings sein starker vorderer Lingualhügel, ein vom mittleren Labialhügel ausgehender, nach labial gerichteter Sporn, der bei *C. huerzeleri* nie auftritt, und die trotz starker Auskauung erkennbare Andeutung einer Unterbrechung des labialen Längsgrates vor dem Mesostyl. Die Unterschiede an DP^4 sind wie an DP_4 gering. Die Grate von Protoconus, Protoconulus und Metaconulus enden im zentralen Zahnbereich frei; aus dem Hintergrat des Protoconus ist ein kräftiger, mit einem Sporn versehener Sekundärhügel ausgegliedert.

Insgesamt unterscheiden sich die Milchbezahnungen von *C. bavaricum* und *C. huerzeleri* abgesehen von der Verkürzung von DP_3 bei letzterem also nur wenig. Ein Hinderungsgrund für eine direkte Ableitung der beiden Arten voneinander lässt sich aus der Milchbezahnung nicht ablesen, wobei allerdings einschränkend berücksichtigt werden muss, dass die Vergleichsbasis nur sehr schmal ist. Ein Entwicklungsfortschritt gegenüber dem agenischen *C. laticurvatum* ist bei beiden Arten darin zu sehen, dass bei ihnen an DP_4 der Hintergrat des vorderen Labialhügels sich mit der Lingualwand verbindet und nicht wie bei *C. laticurvatum* frei endigt.

Zahnwechsel. – Der hohe Anteil an Jungtieren im Bezahnungsmaterial des Cainotheriiden vom Steinberg ermöglicht einige Aussagen über den Modus des Zahnwechsels. Dabei bestätigen sich die von HÜRZELER (1936, S. 18f.) gemachten Beobachtungen an Cainotherien aus dem Agenium im wesentlichen: An der Mandibularbezahnung brechen als erste definitive Zähne P_1 und M_1 etwa gleichzeitig durch (BSPGM 1970 XVIII 7016, 1970 XVIII 7017 und 1970 XVIII 7088). Die Incisiven erscheinen in der Reihenfolge I_1 bis I_3, wobei I_1 etwa zum gleichen Zeitpunkt wie M_2 durchbricht (BSPGM 1970 XVIII 7018), während nach HÜRZELER bei *Cainotherium* aus dem Agenium die definitiven Incisiven erst zusammen mit M_3 erscheinen. Als nächster Zahn tritt P_3 in Funktion, ihm folgt M_2 (BSPGM 1970 XVIII 6991), und noch bevor eine entsprechende Verlängerung der Mandibel erreicht ist, um M_3 ein völliges Austreten aus dem Kiefer zu ermöglichen, wird auch DP_4 durch P_4 ersetzt (BSPGM 1970 XVIII 6941). Der Zahnwechsel erfolgt also so, dass parallel die Prämolaren und Molaren von rostral nach aboral durchbrechen, wobei der Zahnwechsel mit dem Durchbruch von P_1 und M_1 bei noch voll funktionsfähigem Decidualgebiss DP_2–DP_4 beginnt.

Am Maxillargebiss ist ein entsprechender Modus zu erwarten: Das vorliegende Palatinum (BSPGM 1970 XVIII 7019) und zwei weitere Maxillarfragmente

(BSPGM 1970 XVIII 7020 und 1970 XVIII 7021) können zu einer Abklärung freilich insofern wenig beitragen, als sie alle in etwa das gleiche Altersstadium mit DP^2–DP^4, bereits durchgebrochenem M^1 und kurz vor dem Austritt aus dem Kiefer stehendem M^2-Keim repräsentieren. Dass der Zahnwechsel wohl genau wie im Unterkiefer erfolgt, zeigt sich daran, dass bei diesen Stücken P^1, wie aus den Alveolen erkennbar, bereits voll in Funktion gewesen sein muss.

Skelettelemente

Material und Masse. –

	Nr.	Astragalus L × B	Nr.	Calcaneus L
C. huerzeleri	1970 XVIII 7094	6,6 × 3,8	1970 XVIII 7095	13,2 (ohne Epiphyse)
	1970 XVIII 7096	7,4 × 4,2	1970 XVIII 7093	14,9 (mit Epiphyse)
	1970 XVIII 7097	7,8 × 4,3		
	1970 XVIII 7098	7,7 × 4,3		
	1970 XVIII 7099	6,7 × 4,3		
	1970 XVIII 7100	8,2 × 4,5		
C. bavaricum	1940 V 48 (gerollt)	7,5 × 4,3	1940 V 228	14,4 (ohne Epiphyse)
			1940 V 229	14,4 (mit Epiphyse)
C. miocaenicum	Spa 184	8,6 × 4,7	Spa 183	14,7 (mit Epiphyse)
	Nach CRUSAFONT et al. (1955)	8,0–8,8 × 4,3–4,5		

Am Steinberg wurden ausser Bezahnungsresten auch einige Astragali und Calcanei von *Cainotherium* gefunden, die hier angeführt seien, da auch von *C. bavaricum* aus Schnaitheim und von *C. miocaenicum* aus Sant Mamet entsprechende Skelettelemente zum Vergleich vorliegen. Das Skelett von *Cainotherium* wurde von HÜRZELER (1936) bereits eingehend dargestellt, so dass eine detaillierte Beschreibung der Fusswurzelknochen sich erübrigt. Aus dem Grössenvergleich lässt sich das schon aufgrund der Bezahnung gewonnene Ergebnis ablesen, dass *C. miocaenicum* etwas grösser ist als *C. huerzeleri*, wogegen *C. bavaricum* und *C. huerzeleri* im gleichen Grössenbereich liegen. Ein morphologischer Vergleich ist nur mit *C. miocaenicum* möglich, da die Astragali und Calcanei von *C. bavaricum* abgerollt sind. Vom Bau her lassen sich bei diesen Elementen zwischen *C. miocaenicum* und *C. huerzeleri* keine Unterschiede aufzeigen.

4.2 *Cainotherium huerzeleri* vom Goldberg

Material und Masse (sämtliches Material im BSPGM). –
2 Mandibularfragmente
3 Maxillarfragmente
23 isolierte Zähne

Die wie der Steinberg im Nördlinger Ries gelegene Fundstelle Goldberg (Blatt 7128 Nördlingen r3604360, h5414490) hat unter anderem in einer Karsttasche eine Fauna geliefert, die in ihrer Zusammensetzung und in der Art und Weise ihrer

		L			B		
	N	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.	Max.
DP^2	3	3,30	3,40	3,55	1,65	1,75	1,80
DP^3	5	3,70	3,75	3,80	2,85	2,95	3,05
DP^4	3	3,25	3,45	3,65	3,85	3,90	4,05
P^1	1		2,90			1,65	
M^1	1		3,95			4,60	
DP_2	2		2,80		1,40	1,45	1,50
DP_3	1		3,45			1,80	
DP_4	5	3,90	4,10	4,35	2,40	2,50	2,60
P_1	1		2,45			1,40	

Erhaltung derjenigen des Steinbergs ähnelt (BOLTEN 1977). In beiden Fällen handelt es sich um etwa 20 Arten umfassende Kleinsäugerfaunen mit *Cainotherium* und *Micromeryx* als grössten Vertretern. In Einzelheiten der Artzusammensetzung, besonders aber in der Häufigkeit der Taxa, bestehen Unterschiede, die möglicherweise darauf zurückzuführen sind, dass an beiden Orten verschiedene Raubvögel die Reste zusammentrugen.

Einige wenige Zähne vom Goldberg lassen sich *Cainotherium huerzeleri* zuordnen, wobei wie am Steinberg Milchzähne überwiegen.

Von der Definitivbezahnung liegen ausser einigen oberen Molaren nur ein P_1 und ein P^2 vor. Der diagnostisch wichtige P_1 besitzt den gleichen verkürzten, gedrungenen Umriss wie derjenige des P_1 von *C. huerzeleri* vom Steinberg. Sein vergleichsweise kräftiges Labialcingulum findet sich in gleicher Weise an einem der P_1 vom Steinberg wieder.

Gleichermassen gross ist die Übereinstimmung der P^1. Der Zahn lässt sich, was Verkürzung, Kronenhöhe, Ausbildung der Hügel und Cingula betrifft, nicht von Vergleichsstücken von *C. huerzeleri* vom Steinberg unterscheiden.

Wie diejenigen vom Steinberg variieren die oberen Molaren des *Cainotherium* vom Goldberg etwas. Sie zeigen dabei die gleiche Neigung zur Komplikation im Gratbrau: Bei 5 von 7 Zähnen besitzt der Vordergrat des Metaconulus einen Sporn, der Grat selbst ist wie am Steinberg sehr lang. Viermal kommt ein Sporn am Hintergrat des Protoconulus vor. Schmelzperlen, lingual zwischen den beiden Innenhügeln, sind stets vorhanden. Die Grate der Innenhügel scheinen etwas stärker als am Steinberg dazu zu neigen, sich miteinander zu verbinden; doch erfolgt die Verbindung gewöhnlich erst gegen die Kronenbasis hin. Insgesamt ist die Übereinstimmung mit den Molaren von *C. huerzeleri* fast vollständig, so dass insbesondere bei Berücksichtigung der gleichartigen Verkürzung der Prämolaren kein Zweifel daran bestehen kann, dass das *Cainotherium* vom Goldberg der gleichen Art, *C. huerzeleri*, zuzuordnen ist.

Etwas besser als die Definitivbezahnung ist die Milchbezahnung belegt. DP^2 ist fast identisch mit demjenigen vom Steinberg mit Ausnahme der Tatsache, dass die stylarartige Verdickung im Hinterende des Längsgrats an den DP^2 vom Goldberg etwas ausgeprägter ist.

Dagegen weicht der DP^3 bei ähnlichem Grundbau und Umriss in einzelnen Merkmalen von demjenigen von *C. huerzeleri* vom Steinberg ab. Charakteristisch ist in beiden Fällen eine hohe Variabilität der Gratausbildung. Der Vordergrat des hinteren Zwischenhügels endet in vier von fünf Fällen frei. Er ist kurz, und infolgedessen ist sein labialer Sporn mit einer Ausnahme von ihm getrennt, was als Variante ebenfalls am Steinberg zu beobachten ist. Der zugehörige Sporn ist sehr unterschiedlich stark entwickelt. Der dem Protoconus der Molaren entsprechende vordere Lingualhügel ist stärker individualisiert als am Steinberg und in drei von vier Fällen nicht mit dem hinteren Lingualhügel verbunden. Eine Verdoppelung der Verbindung zum Lingualcingulum wie am Steinberg kommt nicht vor. Das Metastyle ist an den DP^3 vom Goldberg meist etwas kräftiger. Insgesamt ist der DP^3 wie auch der DP^2 geringfügig schmäler als die entsprechenden Milchzähne von *C. huerzeleri* vom Steinberg.

Am DP^4 sind die Unterschiede zum entsprechenden Zahn vom Steinberg wieder geringer. Auch hier macht sich aber die schon an DP^3 beobachtete Tendenz zur Isolierung des akzessorischen Hügels im Hintergrat des Protoconus bemerkbar, die an den DP^4 vom Steinberg nicht ganz so ausgeprägt ist.

DP_2 weist die gleiche Verkürzung auf wie derjenige von *C. huerzeleri* vom Steinberg. Bei beiden vorliegenden Exemplaren ist die Labialkante des Hinterhügels ausgeprägter und das Zahnhinterende stärker abgerundet als am Steinberg. An einem der Zähne besitzt der Hinterhügel wie bei einem der DP_2 vom Steinberg einen Lingualsporn. Ein Zahn besitzt auf der Labialseite des Haupthügels eine Kante, was ebenfalls als Variante am Steinberg vorkommt. Unter Berücksichtigung der am Steinberg wie am Goldberg vorhandenen Variabilität unterscheiden sich die DP_2 vom Goldberg höchstens durch die stärkere Abrundung des Zahnhinterendes und die kräftigere labiale Kante des Hinterhügels von denjenigen von *C. huerzeleri* vom Steinberg.

Der einzige, am Goldberg gefundene *Cainotherium*-DP_3 weicht von demjenigen von *C. huerzeleri* vom Steinberg lediglich durch das Fehlen des vom Lingualhügel ausgehenden Sporns ab; an seiner Stelle ist eine isolierte Schmelzperle in der Bucht zwischen Lingualhügel und Hintergrat des hinteren Labialhügels vorhanden.

DP_4 stimmt mit demjenigen von *C. huerzeleri* vom Steinberg weitgehend überein. Lediglich die labialen Cingula sind an den DP_4 vom Goldberg in der Regel ein wenig kräftiger, in einem Fall bilden sie sogar kleine Höckerchen.

Aus dem hier vorgenommenen Vergleich geht hervor, dass die *Cainotherium*-Populationen von Steinberg und Goldberg zwar nicht absolut, aber doch weitgehend identisch sind, ganz besonders in bezug auf den Grad der Verkürzung des Prämolarengebisses. Während sich an den Definitivbezahnungen kaum Unterschiede finden lassen, weisen einzelne Decidui, besonders DP^3 und DP_2, gewisse Unterschiede auf. Neben der insgesamt geringeren Breite der oberen Decidui vom Goldberg ist besonders an den DP^3 die im allgemeinen stärkere Individualisierung der Hügel der lingualen Kronenhälfte auffällig. Vermutlich sind die vorhandenen Unterschiede aber hauptsächlich auf die geringe Anzahl von Vergleichsstücken vom Goldberg zurückzuführen, da alle Besonderheiten in der Bezahnung zumindest als Varianten auch am Steinberg auftreten. Zieht man etwa die sehr gut belegte *Cainotherium*-Population aus dem Unter-Agenium von Tomerdingen zum Ver-

gleich heran, so zeigt sich, dass die Variationsbreite innerhalb ein und derselben Population ganz enorm sein kann. Ich sehe daher keinen Hinderungsgrund, das Material vom Goldberg *C. huerzeleri* zuzuordnen.

5. Weitere *Cainotherium*-Funde aus dem Orleanium Süddeutschlands

Die im folgenden beschriebenen *Cainotherium*-Reste stammen zum Teil von neuen, noch unpublizierten Fundstellen. Sie dokumentieren die allgemeine Verbreitung dieses Genus in Süddeutschland während des Orleaniums.

5.1 *Cainotherium bavaricum* aus Stubersheim 3

Die Verbreitung des Tertiärs in der Umgebung von Stubersheim (Stubersheimer Alb, südöstlich Geislingen/Steige) hat LUTZEIER (1922) dargestellt. Er führte auch erste Säugerreste aus einer unteroligozänen Spaltenfüllung in einem Weissjurabruch südlich des Ortes auf (Stubersheim 1). 1935 wurde dann von DEHM eine weitere Spaltenfüllung aus dem vermutlich gleichen Bruch beschrieben (Stubersheim 2), deren Alter deutlich jünger ist (Agenium). Im März 1980 schliesslich wurde durch Herrn Wannemacher, Heidenheim, dem SMNS eine weitere, fossilführende Spalte gemeldet, die beim Bau eines Kanalisationsgrabens am Westausgang von Stubersheim angeschnitten worden war (Stubersheim 3; Blatt 7425 Weidenstetten r 35 67 360, h 53 84 650). Sowohl das Staatliche Museum für Naturkunde in Stuttgart als auch das Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität München entnahmen der Spalte eine grössere Menge Schlämmaterial (SMNS: etwa 300 kg; BSPGM: 13 000 kg). Weiteres Material (rund 2000 Einzelzähne) gelangte durch Ankauf von Herrn Bracher, Altheim, an die Stuttgarter Sammlung.

Die im Weissjuramassenkalk angelegte Spalte bestand aus tiefrotem bis gelbbraunem, teils geschichtetem und in geringem Masse bohnerzführendem Lehm, stellenweise aus rötlichem, porösem Spaltenkalk. Sie entsprach damit in ihrem Aufbau den auf der Stubersheimer Alb verbreiteten Rotlehmspaltenfüllungen aus dem Agenium. Auch die Erhaltung der Wirbeltierfossilien (stark fragmentiert, gelbliche bis rötlichbraune Farbe) stimmt genau mit der von Stubersheim 2 überein. Die Zusammensetzung der Fauna zeigt aber, dass wir es mit einem jüngeren Fundkomplex zu tun haben müssen. Wenn auch eine genauere Untersuchung noch aussteht, da die Schlämm- und Auslesearbeiten noch nicht abgeschlossen sind, beweist doch das Vorkommen von *Melissiodon* einerseits und von geweihtragenden Cerviden andererseits, dass wir uns im Bereich der Zonen NM 3–4, also dem unteren bis mittleren Orleanium, befinden müssen. Wir haben im Tertiär von Stubersheim also auf engem Raum drei stratigraphische Einheiten belegt: Unteroligozän, Agenium und Orleanium.

In wenigen isolierten Einzelzähnen ist auch *Cainotherium* in Stubersheim 3 belegt.

Material. – BSPGM: M_2 dext. (1980 XXIII 2): 4,00 × 2,85; P^4 sin. (1980 XXIII 1): 3,30 × 3,80. SMNS: fragmentärer D^4 dext. (Nr. 43149).

Von den drei Zähnen ist am ehesten der P^4 diagnostisch verwertbar. Er entspricht in Umriss und Aufbau weitgehend dem von BERGER (1959, Tf. 5, Fig. 6) abgebildeten P^4 von *C. bavaricum* aus Wintershof-West, ist dabei aber geringfügig grösser, vergleichbar dem P^4 dieser Art aus Schnaitheim. Die für *C. huerzeleri* bezeichnende Verkürzung ist nicht zu beobachten. Von dem genannten P^4 aus Wintershof-West weicht der Zahn morphologisch nur durch etwas schwächere Styla und das Fehlen eines Zusatzgrätchens im rostralen Teil der zentralen Zahngrube ab, also nur in sehr untergeordneten Merkmalen, die zudem variabel sind. Ich sehe daher keinen Hinderungsgrund, diesen Zahn der Art *C. bavaricum* zuzuordnen.

Die beiden übrigen, nicht sehr aussagekräftigen Zähne lassen sich ebenfalls dieser Art zuordnen. Sie zeigen wenig Besonderheiten, der M_2 lediglich eine sonst bei *Cainotherium* kaum anzutreffende Schmelzverdickung in der rostralen Zahngrube. Die Grate von Protoconus und Protoconulus an D^4 sind getrennt, Schmelzperlen am lingualen Ausgang des Tals zwischen diesen beiden Hügeln sind nicht vorhanden. Insbesondere das letztere Merkmal ist ein weiterer Hinweis auf die Zugehörigkeit zu *C. bavaricum*.

Mit der aufgrund der übrigen Fauna gewonnenen stratigraphischen Einstufung steht diese Bestimmung in Einklang, doch ist das *Cainotherium*-Material dieser Fundstelle zu spärlich, um allein mit ihm eine weitere Einengung der Altersstellung von Stubersheim 3 vornehmen zu können.

5.2 *Cainotherium bavaricum* aus Oggenhausen 2

Die auf der Albhochfläche östlich Heidenheim und nördlich von Oggenhausen anstehenden «Oggenhausener Sande» haben bereits früher einige Wirbeltierreste

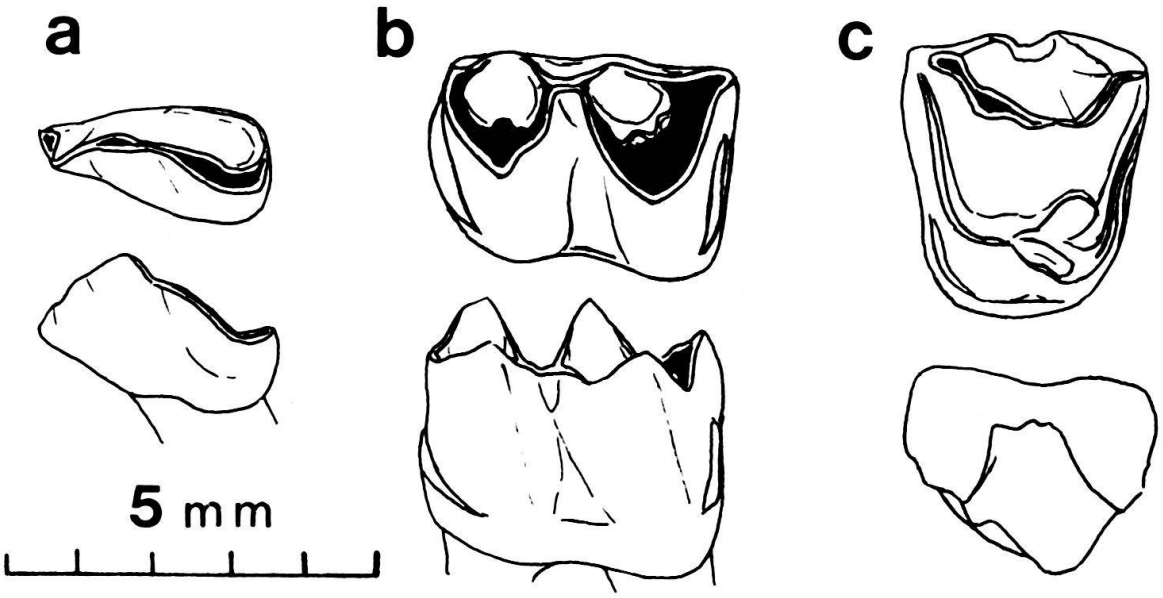

Fig. 14. *Cainotherium bavaricum* BERGER. Einzelzähne; obere Reihe: von occlusal; untere Reihe: von labial.

a = P_1 sin. (SMNS Nr. 43151); Oggenhausen.
b = M_2 sin. (BSPGM 1980 XXIII 2, invers); Stubersheim.
c = P^4 sin. (BSPGM 1980 XXIII 1); Stubersheim.

geliefert (Oggenhausen 1, SCHLOSSER 1926), die allerdings wegen ihrer Spärlichkeit keine exakte stratigraphische Einordnung ermöglichen. Das Vorkommen von *Hyainailouros* (= Amphicyonide gen. et spec. indet. bei SCHLOSSER) in dieser Faunula zeigt, dass ein Alter von NM 4 bis NM 7 in Frage kommt (vgl. GINSBURG 1980).

Beim Neubau der Autobahn Ulm-Würzburg wurde am südwestlichen Ortseingang von Oggenhausen ein maximal etwa 10 m tiefer Geländeeinschnitt angelegt. Das Profil dieses Einschnittes zeigte Tone, Mergel, Weissjurabrocken und -griess in wirrer Lagerung, so dass der Eindruck einer Beziehung zum Riesereignis sich geradezu aufdrängte. Im Bereich der Strassenbrücke Oggenhausen-Heidenheim/Giengen, die über diesen Durchstich führt, stand basal mindestens 2 m mächtiger Landschneckenkalk an. Die nördlich von Oggenhausen verbreiteten kalkfreien Quarzsande traten im Bereich des Einschnittes nicht auf. Ein Besuch der Stelle durch den Autor im September 1980 auf Hinweis von Herrn Brune, Aalen, führte zur Auffindung eines 15-50 cm mächtigen, dunkelgrauen Ton-Mergel-Bandes im Profil des Entwässerungsgrabens auf der Ostseite der Piste etwa 20 m nördlich der Brücke (Oggenhausen 2; Blatt 7327 Giengen r3591000, h5393160). In der Folge wurden aus dieser Lage, die sich als reich an Landschnecken und Knochensplittern erwies, etwa 600 kg Material entnommen und ausgeschlämmt. Die daraus gewonnene Kleinsäugerfauna wurde noch ergänzt durch weitere Funde von der gleichen Stelle, die Herr Brune dankenswerterweise dem SMNS zur Verfügung stellte.

Die auf diese Weise gewonnene Fauna enthielt auch drei Zähne von *Cainotherium* (Aufbewahrung SMNS):

P_1 sin. (Nr. 43150) 3,10 × 1,30; P_1 sin. (Nr. 43151) 3,05 × 1,50; M sup. dext. (Nr. 43152) 3,85 × 4,55.

Die beiden P_1 ermöglichen eine exakte spezifische Zuordnung: Obwohl sie untereinander nicht ganz deckungsgleich sind (SMNS Nr. 43151 besitzt eine stärkere Abknickung des Vorderlobus und eine hügelartige Verdickung des Längsgrats in diesem Bereich), geben sich beide Zähne aufgrund ihrer Dimensionen und vor allem ihres Streckungsgrades als zu *C. bavaricum* gehörend zu erkennen. Dagegen ist der M sup., da abgerollt, systematisch nicht verwertbar. Wegen des schlechten Erhaltungszustandes sind nur wenige Details erkennbar: So sind die Grate von Protoconus, Protoconulus und Metaconulus - wohl aufgrund der fortgeschrittenen Abkauung - miteinander verbunden.

Obwohl durch die Bestimmung als *C. bavaricum* ein Alter von NM 3 bis NM 4 zu erwarten ist, ist es auffällig, dass die Fauna von Oggenhausen 2 keinen *Melissiodon* enthält, der sonst stets mit *C. bavaricum* assoziiert ist. Für eine definitive stratigraphische Einordnung der Fundstelle muss daher die Untersuchung der übrigen Fauna noch abgewartet werden.

5.3 *Cainotherium* aff. *bavaricum* aus dem Mittel-Orleanium von Petersbuch 2

Ein Spaltensystem im Weissjura δ im östlichen Teil des Steinbruchs der Firma Volkert östlich Petersbuch bei Eichstätt (Bayern) hat in den Jahren 1976-1979 reiches Wirbeltiermaterial vermutlich mittelorleanischen Alters geliefert. Das Mate-

rial wurde hauptsächlich von München aus geborgen, dank dem Entgegenkommen der Herren Prof. Fahlbusch und Prof. Heissig konnte aber auch das Staatliche Museum für Naturkunde in Stuttgart sich an der Fundbergung beteiligen, wofür an dieser Stelle ausdrücklich gedankt sei. Eine erste Beschreibung der Fundstelle und eine Faunenliste gibt HEISSIG (1978). Dort wird bereits *Cainotherium* sp. erwähnt, das durch einige wenige Kieferstücke, meist mit Einzelzähnen, belegt ist.

Material und Masse (Aufbewahrung BSPGM und SMNS). -
11 Mandibularfragmente
3 Maxillarfragmente
2 isolierte M sup.

		L			B		
	N	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.	Max.
P_3	1		3,80			1,65	
P_4	3	3,60	3,65	3,70	2,20	2,30	2,45
M_1	7	3,40	3,55	3,80	2,50	2,75	3,05
M_2	5	3,90	4,05	4,25	2,95	3,15	3,30
P^1	1		2,95			1,25	
P^2	1		3,35			1,35	
P^3	1		3,60			3,10	
P^4	1		2,90			3,60	
M^1	1		4,00			4,60	

Die unteren Molaren weisen, wie nicht anders zu erwarten, keine Besonderheiten auf, sie sind ja auch bei *C. bavaricum* und *C. huerzeleri* weitgehend übereinstimmend. Dagegen geben uns die Prämolaren deutliche Hinweise auf die spezifische Zugehörigkeit. P_3 ist schlank und gestreckt wie bei *C. bavaricum;* ein kurzer Quersporn im hinteren Zahnabschnitt, wie er bei dieser Art mitunter, bei *C. huerzeleri* dagegen nie vorkommt, ist vorhanden. P_4 besitzt den durch die Verschmälerung der vorderen Zahnhälfte gleichen betont dreieckigen Umriss und den gleichen weit nach vorn versetzten Lingualhügel wie *C. bavaricum.* Wie bei jener Art zweigt der zum Innenhügel führende Grat weit hinten vom labialen Längsgrat ab, so dass zwischen Haupthügel und Innenhügel im Gegensatz zu *C. huerzeleri* eine tief eingeschnittene Furche entsteht. Als Besonderheit weist einer der drei vorliegenden P_4 (BSPGM 1976 XXII 10) einen kurzen, vom Haupthügel gegen labial gerichteten Sporn auf. Dass gegenüber *C. bavaricum* aber doch ein gewisser Entwicklungsfortschritt vorhanden ist, zeigt sich bei einem Blick auf das Längen-Breiten-Diagramm (Fig. 6): P^1 und P^2 sind zwar gestreckter als bei *C. huerzeleri,* gegenüber *C. bavaricum* ist aber bereits eine gewisse Verkürzung eingetreten, ohne dass die bei *C. huerzeleri* mit der Verkürzung einhergehende Verbreiterung festzustellen ist. Dagegen erinnert die Einbuchtung der Labialseite von P^3 wiederum stark an die Verhältnisse bei *C. bavaricum.* Am einzigen P^4 sind wegen relativ starker Auskauung nur wenige Einzelheiten erkennbar, wie bei P^3 geht aber auch hier eine Verkürzung mit der für *C. bavaricum* charakteristischen Einbuchtung der Labialseite einher. Zwei isolierte

M sup. (SMNS Nr. 43148) sind einfach gebaut mit getrennten Graten von Protoconus und Protoconulus, kräftig entwickeltem Sekundärhügel im Hintergrat des Protoconus und ohne weitere zusätzliche Schmelzperlen und Sporne. Mit entsprechenden Molaren von *C. bavaricum* lassen sie sich sehr gut vergleichen.

Der Cainotheriide von Petersbuch weist insgesamt bei einer generellen Übereinstimmung mit *Cainotherium bavaricum* leichte Entwicklungsfortschritte gegenüber dieser Art auf, so dass er hier als *Cainotherium* aff. *bavaricum* bestimmt werden soll. Die Fortschrittlichkeit gegenüber *C. bavaricum* passt gut mit der gegenüber Wintershof-West höheren stratigraphischen Position von Petersbuch 2 zusammen: Das gemeinsame Vorkommen von *Melissiodon* und *Democricetodon*, das Vorhandensein eines kleinen *Neocometes* bei gleichzeitigem Fehlen von *Anomalomys* lassen für Petersbuch 2 eine Einordnung in NM 4a als wahrscheinlich erscheinen.

5.4 *Cainotherium* sp. aus dem Mittel-Orleanium von Langenau 1

Die beim Bau der Autobahn Ulm–Würzburg im Jahre 1976 in der Nähe von Langenau entdeckte und vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart ausgegrabene Fundstelle Langenau 1 hat eine aussergewöhnlich reiche Wirbeltierfauna des Mittel-Orleaniums (NM 4b) geliefert (Heizmann et al. 1980). Obwohl die Reste von Großsäugern überwiegen, hat das Ausschlämmen grösserer Sedimentmengen (bisher etwa 12000 kg) auch eine Reihe von Belegen von Kleinsäugern erbracht.

Cainotherium gehört zu den seltensten Bestandteilen dieser Fauna. Das Genus ist lediglich durch ein abgerolltes Fragment eines P sup., vermutlich eines P^4 dext (SMNS Nr. 43147), aus der basalen gelbsandigen Schicht nachgewiesen. Die

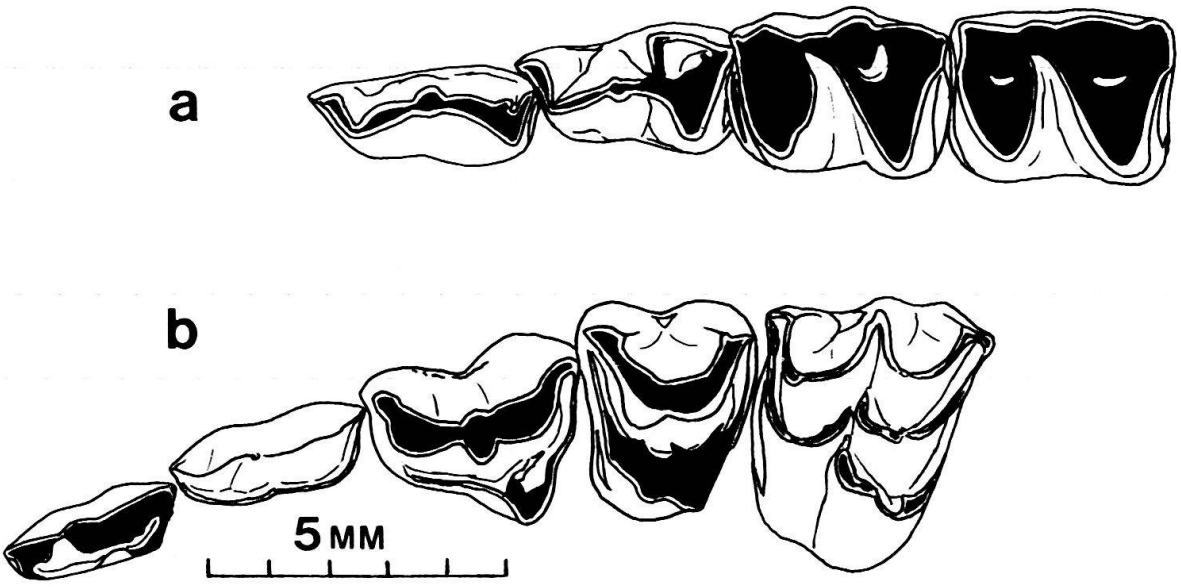

Fig. 15. *Cainotherium* aff. *bavaricum* Berger von Petersbuch 2: Mandibular- und Maxillarbezahnung sin. (zusammengesetzt).

a = P_3, M_2 (SMNS Nr. 43145, invers), P_4–M_1 (SMNS Nr. 43146).
b = P^1 (BSPGM 1976 XXII 17), P^2 (BSPGM 1976 XXII 16), P^3–P^4 (BSPGM 1976 XXII 15), M^1 (SMNS Nr. 43148/1).

Erhaltung des Stückes reicht zu einer spezifischen Bestimmung nicht aus, bestätigt aber das Vorkommen von *Cainotherium* im höheren Teil von NM 4.

5.5 *Cainotherium* cf. *bavaricum* aus dem Ober-Orleanium des Randecker Maars

Das Randecker Maar bildet eine trichterförmige Eintiefung im nördlichen Stufenrand der Schwäbischen Alb. Es ist mit einem Durchmesser von etwa 1 km der grösste der Schlote des Urach-Kirchheimer Vulkangebietes. In den Ablagerungen des nach Abschluss der vulkanischen Tätigkeit entstandenen miozänen Sees finden sich zahlreiche Fossilreste, die das Randecker Maar zu einer der «bedeutendsten Fossillagerstätten Württembergs» (WESTPHAL 1967) machen. Während aber Blattreste (RÜFFLE 1963), Gastropoden (SEEMANN 1926), Insekten (ZEUNER 1931) und Amphibien (MALZAHN 1936, WESTPHAL 1977) eine eingehende Würdigung erfahren haben, liegen über die Säugerfauna nur wenige Informationen vor, obwohl sowohl das Staatliche Museum für Naturkunde in Stuttgart als auch das Paläontologische Institut der Universität Tübingen über eine Reihe von Materialien von dieser Fundstelle, teils aus älteren Aufsammlungen (SMNS), teils aus jüngeren Grabungen (WESTPHAL 1962, HEIZMANN 1977), verfügen. Beschrieben ist bisher lediglich ein Teil eines Chiropteren-Skeletts (WESTPHAL 1967). Eine provisorische Liste der Säugerfauna der Aufsammlungen vor 1977 umfasst folgende Taxa:

Hemicyonide indet.
?Lutrine indet.
Carnivora div. indet.
Tadarida sp.
Eomyidae indet.
Cricetidae indet.
?*Hyotherium* sp.
Dorcatherium crassum (LARTET)
Cervide indet. (*Heteroprox*-Grösse)
Palaeomeryx bojani VON MEYER
Lagomeryx cf. *parvulus* ROGER
Anchitherium aurelianense CUVIER
Rhinocerotide I (*Brachypotherium* sp.)
Rhinocerotide II
Gomphotherium angustidens (CUVIER)

Aufgrund dieser Zusammensetzung und wegen der Parallelisierung des Albvulkanismus mit dem Steinheim-Ereignis wurde das Randecker Maar stets als etwa gleich alt mit Steinheim a. A. (Mittel-Astaracium, NM 7) eingestuft. Neue Gesichtspunkte ergaben sich, als im Jahre 1977 bei Erweiterungsarbeiten an einem Amphibienteich im zentralen Bereich des Randecker Maars (Blatt 7423 Wiesensteig r 3538740, h 5382050) aus einer etwa 35 cm mächtigen, rötlichen, mergeligen Lage vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart etwa 750 kg Schlämmaterial

entnommen werden konnten, welches sich als reich an Kleinsäugern erwies. Eine vorläufige Bestimmung ergab folgenden Artenbestand:

Erinaceine indet.
Galerix sp.
Dinosorex sp.
Mygalea antiqua (POMEL)
Chiropter I
Chiropter II
Spermophilinus cf. *bredai* (VON MEYER)
Sciuropterus sp.
Neocometes cf. *brunonis* SCHAUB & ZAPFE
Eumyarion weinfurteri (SCHAUB & ZAPFE)
Democricetodon sp.
Megacricetodon sp.
Eomyops cf. *catalaunicus* (HARTENBERGER)
Keramidomys sp.
Anomalomys minor FEJFAR
Microdyromys sp.
«Glis» sp.
Paraglirulus cf. *lissiensis* (HUGUENEY & MEIN)
Glirudinus sp.
Bransatoglis cadeoti BULOT
Prolagus sp.
Cainotherium cf. *bavaricum* BERGER

Unterlagert wurde diese Schicht von einem fetten, dunkelgrauen Ton, der an Fossilien lediglich eine Fusswurzel von *Brachypotherium* und ein Scapulafragment von ? *Dorcatherium* lieferte.

Das Artenspektrum dieser Fauna zeigt deutlich, dass wir es mit einem älteren Niveau als Steinheim a. A. zu tun haben müssen. Das Vorkommen von *Eumyarion weinfurteri, Anomalomys minor* und *Bransatoglis cadeoti* gibt eindeutige Hinweise darauf, dass wir uns im Bereich des oberen Orleaniums (NM 5) befinden. Für ein solch hohes Alter sprechen auch die beiden nachfolgend beschriebenen *Cainotherium*-Zähne.

Diese neue Alterseinstufung hat auch Konsequenzen für die Datierung des Albvulkanismus: So muss davon ausgegangen werden, dass dieser Vulkanismus zumindest früher einsetzte, als bisher angenommen wurde. Die genauen Fundpunkte der Altfunde aus dem Randecker Maar sind nicht bekannt. Ob sie gleichaltrig sind mit der neugeborgenen Fauna, was wahrscheinlich ist, oder ob möglicherweise altersmässig unterschiedliche Niveaus vorliegen, kann aufgrund der vorhandenen Altfunde nicht entschieden werden, da dieses Material zu unspezifisch ist (vorwiegend postcraniale Elemente) und da es, wie aus der Liste hervorgeht, keine für feinstratigraphische Zwecke verwertbare Formen enthält. Immerhin deutet das Vorkommen von *Palaeomeryx bojani* aber auch auf ein gegenüber Steinheim älteres Niveau.

Radiometrische Altersbestimmungen an intrusiven Vulkaniten einiger Tuffschlote, die für den Albvulkanismus ein K/Ar-Alter von 16 bis 11 Millionen Jahren ergaben (LORENZ 1982), erscheinen danach zumindest für das Randecker Maar als zu niedrig. Da aber auch schon Alter von 20 bis 30 Millionen Jahren bestimmt wurden (LIPPOLT et al. 1973), kann diesen absoluten Altersangaben ohnehin vorerst keine ausschlaggebende Bedeutung beigemessen werden.

Folgendes *Cainotherium*-Material hat die Grabung von 1977 erbracht (Aufbewahrung SMNS): P_2 sin. (Nr. 43153) 3,80 × 1,60; M_2 dext. (Nr. 43154) 4,40 × 3,40.

Den Prämolaren interpretiere ich wegen der Vorwärtsneigung seiner Krone und der Schrägstellung seiner Wurzeln als P_2, da dies Merkmale sind, die in dem Masse an P_3 nicht zu beobachten sind. Obwohl der Zahn relativ niedrigkronig ist, handelt es sich meines Erachtens wegen Form und Anordnung der Wurzeln, wegen des Fehlens von Zusatzgraten und wegen der geringen Abknickung des Vorderlobus nicht um einen Milchzahn. Insgesamt ist der Zahn gestreckt und schlank wie bei *C. bavaricum*, übertrifft die P_2 dieser Art in seinen Dimensionen aber merklich.

Gegenüber *C. bavaricum* grössere Dimensionen kennzeichnen auch den M_2, der ansonsten ausser relativ schwachen Cingula keine nennenswerten Besonderheiten aufzuweisen hat.

Mit ihren Dimensionen reichen diese beiden Zähne in den Grössenbereich von *C. miocaenicum*, das Fehlen eines hinteren Quergrates am P_2 aus dem Randecker Maar spricht aber ebenso gegen die Zuordnung zu dieser Art wie die Tatsache, dass *C. miocaenicum* ansonsten aus Mitteleuropa nirgends nachgewiesen ist. Es ist daher wohl eher davon auszugehen, dass es sich bei den Cainotheriiden vom Randecker Maar um eine besonders grosswüchsige, *C. bavaricum* nahestehende Population handelt, die als *Cainotherium* cf. *bavaricum* klassifiziert werden könnte. Die für *C. bavaricum* hohe stratigraphische Position lässt es nicht als ausgeschlossen

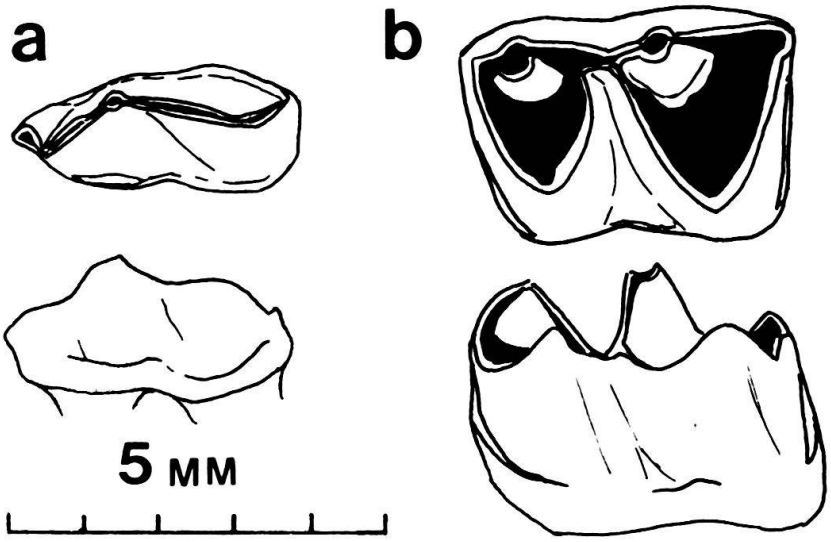

Fig. 16. *Cainotherium* cf. *bavaricum* BERGER aus dem Randecker Maar.
a = P_2 sin. (SMNS Nr. 43153).
b = M_2 sin. (SMNS Nr. 43154, invers).

erscheinen, dass es innerhalb der *C. bavaricum*-Linie im Laufe der Zeit zu einer gewissen Grössenzunahme kam. Leider ist die Vergleichsbasis zur Klärung dieser Frage mit zwei Zähnen entschieden zu gering.

5.6 *Cainotherium* cf. *laticurvatum* aus Öllingen

Schliesslich sei der Vollständigkeit halber noch ein Vorkommen von *Cainotherium* erwähnt, das aus Schichten der oberen Meeresmolasse bei Öllingen östlich von Ulm stammt. Der Fundplatz ist vor allem wegen der dort häufigen marinen Wirbellosen altbekannt (ENGEL 1908, S. 514), hat aber wie andere Lokalitäten der oberen Meeresmolasse auch eingeschwemmte Säugerreste geliefert. Er befindet sich in der heute aufgelassenen Sandgrube östlich Öllingen (Blatt 7426 Dettingen r 35 86 000, h 53 77 100). Von dort wurde von Herrn Bracher, Altheim, eine kleine Säugerfauna zusammengetragen, die auch *Cainotherium* enthält. Das Material dieser Gattung stellte Herr Bracher dem SMNS grosszügigerweise zur Verfügung, wofür ihm an dieser Stelle herzlich gedankt sei. Weiteres Material wurde mir von Herrn Bürkle, Giengen, dankenswerterweise zur Einsicht überlassen.

Material. – SMNS: $M_{1/2}$ (Nr. 43155) 5,50 × 4,30; $M_{1/2}$ (Nr. 43156) 6,00 × 4,40; M_3 (Nr. 43157) 7,70 × 4,15; M sup. Fragm. (Nr. 43158) – × –; M sup. (Nr. 43159) 5,75 × 6,80; M sup. (Nr. 43160) 6,00 × 4,75; M sup. (Nr. 43161) 5,60 × 6,20.

Coll. Bürkle: D^4 4,10 × 5,65.

Insgesamt enthält die Faunula folgende Säugerarten:

Euroxenomys sp.
Steneofiber sp.
Rhinocerotide indet.
Tapirus sp.
Cervide I (*Orygotherium*?)
Cervide II
Cervide III
Palaeomeryx sp.
Cainotherium cf. *laticurvatum* GEOFFROY
Suide indet.

Hinzu kommt aus den Altbeständen des SMNS ein M_1-Talonid von *Cynelos schlosseri* (DEHM).

Einer exakten Bestimmung von Säugermaterial aus der oberen Meeresmolasse stehen gewöhnlich zwei Schwierigkeiten entgegen: Zum einen sind die Funde meist mehr oder weniger stark abgerollt, zum anderen ist die Aufarbeitung von Material aus tieferen stratigraphischen Schichten nie ganz auszuschliessen, da die Meeresmolasse in der Ulmer Region grossflächig über die untere Süsswassermolasse transgrediert.

Die Möglichkeit einer solchen Faunendurchmischung muss auch in Öllingen ins Auge gefasst werden. Gerade die *Cainotherium*-Reste legen einen solchen Gedanken zunächst einmal nahe. Sie sind merklich grösser wie diejenigen der orleanischen Arten *C. bavaricum* und *C. miocaenicum* und entsprechen nicht nur in der Grösse,

sondern auch in der Morphologie weitgehend *C. laticurvatum* von Tomerdingen. Unterschiede in der Erhaltung gegenüber den übrigen Faunenbestandteilen sind freilich nicht festzustellen. Als alternative Erklärungsmöglichkeit könnte daher auch an ein Persistieren einer agenischen Population in einer günstigen ökologischen Nische gedacht werden. Dazu bietet die in Öllingen ebenfalls belegte Gattung *Tapirus* eine interessante Parallele: Während Tapire im Agenium noch feste Bestandteile mittel- und westeuropäischer Säugerfaunen sind, kommen sie im Orleanium nur noch in den Ablagerungen der oberen Meeresmolasse vor, während sie in gleichaltrigen limnisch-fluviatilen Ablagerungen und Spaltenfüllungen fehlen (mit Ausnahme der Fundstelle Tuchoriče in der ČSSR). Nun ist es relativ unwahrscheinlich, dass ausgerechnet die an zahlreichen Fundstellen der oberen Meeresmolasse (z. B. Baltringen, Eggingen-Mittelhart, Hausen, Niederstotzingen, Ursendorf) belegten Tapire jeweils aufgearbeitete Faunenbestandteile sein sollen. Viel eher ist damit zu rechnen, dass diese Tiere in dem feuchten Küstenbereich des Molassemeeres Bedingungen vorfanden, die ihrer Lebensweise besonders entgegenkamen, so dass sie dort bis ins Orleanium überdauern konnten. Ähnlich wird man wohl auch das Vorkommen einer primitiven, relativ grosswüchsigen *Cainotherium*-Form in diesen Ablagerungen interpretieren müssen.

Die gleiche Problematik ist ja auch von anderen Fundgebieten bekannt, z. B. den rheinhessischen Dinotheriensanden. Dort ist ebenfalls die anfängliche Interpretation von Funden als aufgearbeitete Elemente aus älteren Schichten zugunsten einer Deutung als Superstiten aufgegeben worden (vgl. TOBIEN 1961).

Leider sind von Öllingen nur obere und untere Molaren, nicht aber die diagnostisch wichtigen Prämolaren vorhanden. Primitiv ist die Gestaltung der hinteren

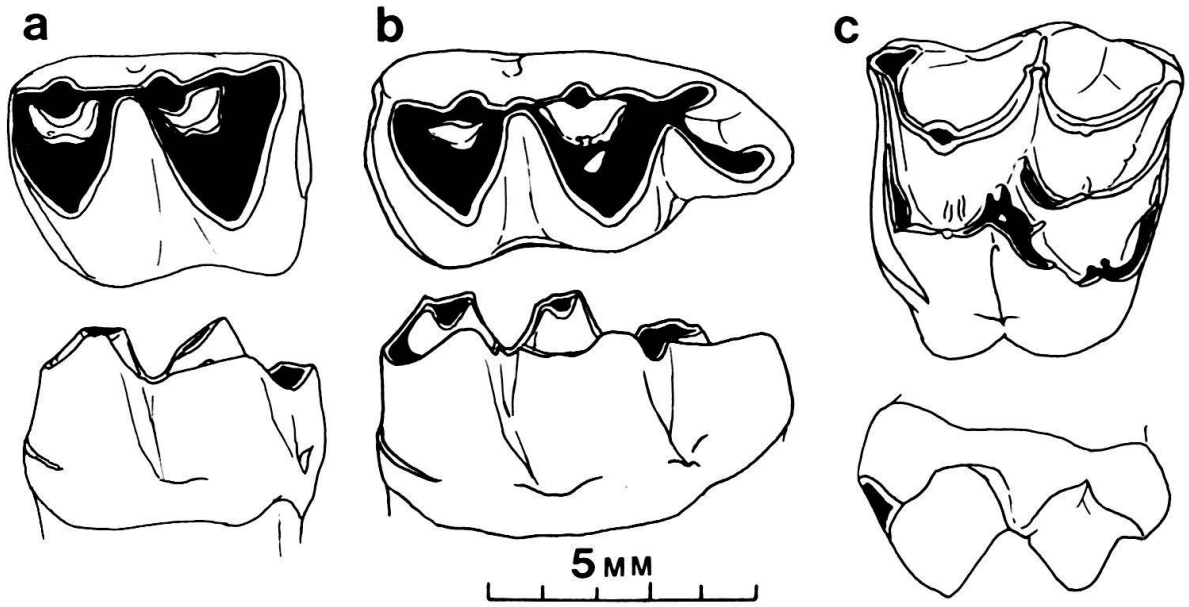

Fig. 17. *Cainotherium* cf. *laticurvatum* GEOFFROY aus Öllingen. Einzelzähne; obere Reihe: von occlusal; untere Reihe: von labial.

a = $M_{1/2}$ sin. (SMNS Nr. 43155).
b = M_3 sin. (SMNS Nr. 43157, invers).
c = M sup. sin. (SMNS Nr. 43159).

Zahngrube an $M_{1/2}$ bzw. der mittleren an M_3, da jeweils nur ein kurzer einfacher Sporn vom Vordergrat des hinteren Labialhügels nach posterolingual in die Zahngrube reicht, nicht aber eine Komplikation dieses Gratmusters durch Aufspaltung dieses Sporns oder eine Verlängerung bis zur Lingualwand der Grube wie bei *C. bavaricum* und *C. huerzeleri* zu beobachten ist.

An den oberen Molaren sind die Grate der Lingualhügel miteinander verbunden, und der Sekundärhügel im Hintergrat des Protoconus ist gut individualisiert.

In all den angeführten Merkmalen ebenso wie in der Grösse stimmen die Zähne gut mit *C. laticurvatum* von Tomerdingen überein; wegen der Spärlichkeit und der gehobenen stratigraphischen Position der Öllinger Funde bestimme ich sie daher als *Cainotherium* cf. *laticurvatum*. Erwähnung verdient in diesem Zusammenhang, dass nach VON KÖNIGSWALD (1930) *Cainotherium* auch in der oberen Meeresmolasse von Baltringen vorkommen soll. Material von dieser Fundstelle lag mir allerdings nicht vor.

6. Zur Systematik und Entwicklung der Cainotherien im Miozän

Cainotherien sind, anders, als man sich das nach dem bisherigen Kenntnisstand vorstellte, durchaus nicht ungewöhnliche Bestandteile von Säugerfaunen des Orleaniums, ja, sie reichen mit *C. huerzeleri* sogar bis ins Astaracium hinein. Zwar sind Cainotherien-Reste in diesem Zeitabschnitt nirgends häufig (auch am Steinberg stellen die zahlreichen Belege im Vergleich zur Gesamtfundmenge von dieser Lokalität nur einen verschwindend kleinen Bruchteil dar), sie sind aber trotz des merklichen Rückgangs gegenüber den Faunen des Ageniums in vielen Fundkomplexen enthalten, wie die hier gegebene Beschreibung gezeigt hat.

Die Cainotherien dieses Zeitabschnitts verteilen sich auf folgende Arten, die alle der Gattung *Cainotherium* BRAVARD 1828 angehören:

C. bavaricum BERGER 1959

Typus. - Mandibula dext. mit P_4-M_3 und Alveolen von P_1-P_3 (BSPGM 1937 II 12274); BERGER (1959, Tf. 5, Fig. 4); hier: Figur 3 Mitte, 4b.

Typuslokalität. - Wintershof-West (Bayern).

Weitere Fundstellen. - Schnaitheim, Stubersheim 3, Oggenhausen 2, Randecker Maar, Petersbuch 2.

Alter. - Orleanium, NM 3-5.

C. huerzeleri n. sp.

Typus. - Beschädigter, aber unverdrückter Schädel mit P^3-M^3 sin. et dext. (BSPGM 1970 XVIII 6916); Figur 7, 9a.

Typuslokalität. - Steinberg im Nördlinger Ries (Bayern).

Weitere Fundstelle. - Goldberg.

Alter. - Unter-Astaracium, NM 6.

C. miocaenicum CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955

Typus. - Schädelfragment mit C-M^3 sin. et dext. (Museo de Sabadell, ohne Nr.); CRUSAFONT et al. 1955, Abb. 38.

Typuslokalität. - Sant Mamet, Valles-Penedes (Spanien).

Weitere Fundstellen. - Molino Calopa, L'Infern, Torrent de Villaroc, El Fallol, Can Cerdá, Can Mas, La Vinya Vella, Navarrete del Rio, Las Planas 4, Ateca I, Ateca III, Valtorres, Munebrega I, Torralba I, Costablanca II, El Canyet, Can Canals, Les Escletxes, Can Julia, Bunol, Corcoles, Can Almirall, Chevilly-Aérotrain, Artenay, Vieux-Collonges, Rimbez, Sables de Tourraine, La Brosse, Pontigné.

Alter. - Orleanium.

C. miocaenicum lintillae BAUDELOT & CROUZEL 1974

Typus. - Nicht festgelegt; zu wählen aus den von BAUDELOT & CROUZEL (1974, Abb. 2) abgebildeten Stücken.

Typuslokalität. - Espira du Conflent I, Pyrénées Orientales (Frankreich).

Alter. - Burdigal (nach BAUDELOT & CROUZEL 1974).

Kommentar. - Berechtigung eines besonderen subspezifischen Status zweifelhaft (siehe S. 782/783).

Verfolgt man die Entwicklung der Gattung *Cainotherium* im hier behandelten stratigraphischen Bereich, so lassen sich deutliche Veränderungen feststellen, die darauf hindeuten, dass Cainotherien sich bei ausreichender Dokumentation für feinstratigraphische Zwecke verwenden lassen. Von *C. bavaricum* ausgehend, setzt eine zunehmende Verkürzung des Prämolarengebisses ein, die ihre extremste Ausprägung beim Endglied der Entwicklung, *C. huerzeleri*, erfährt. Zwischenstufen sind z. B. durch *C.* aff. *bavaricum* aus dem Mittel-Orleanium von Petersbuch nachgewiesen. Darüber hinaus zeigen die Funde von Öllingen, dass die Cainotherien-Entwicklung im Miozän durchaus nicht eingleisig verlief: *C.* cf. *laticurvatum* von dieser Fundstelle kommt gleichzeitig mit *C. bavaricum* vor. Daneben scheinen sich auch geographisch bedingte Unterschiede entwickelt zu haben: *C. miocaenicum* aus Spanien lässt sich nicht mit *C. bavaricum* identifizieren, steht der Art aber nahe. Da vom Zahnbau her beide Arten ohne weiteres von *C. laticurvatum* aus dem Agenium abgeleitet werden können, ergibt sich also folgendes Entwicklungsschema:

NM		Mitteleuropa		Spanien
6	Unter-Astaracium	C. huerzeleri (Steinberg, Goldberg)		
5	Ober-Orleanium	C. cf. bavaricum (Randecker Maar)		C. miocaenicum
4	Mittel-Orleanium	C. aff. bavaricum (Petersbuch 2)		
3	Unter-Orleanium	C. bavaricum (Wintershof-West, Schnaitheim)	C. cf. laticurvatum (Öllingen)	C. miocaenicum
2	Ober-Agenium		C. laticurvatum	

Dass *C. miocaenicum* sich bereits im Oligozän von *C. commune/C. laticurvatum*-Stamm abgespalten haben soll, wie BERGER (1959) annimmt, halte ich wegen der geringen Unterschiede gegenüber *C. bavaricum*, das BERGER direkt von *C. laticurvatum* ableitet, für unwahrscheinlich.

C. laticurvatum persistiert mit dem Vertreter aus Öllingen und vielleicht auch mit anderen Populationen aus der oberen Meeresmolasse bis ins Orleanium, andererseits macht sich, von agenischen Vertretern dieser Art ausgehend, ein Trend zur Prämolarenverkürzung bemerkbar, der schliesslich zu *C. huerzeleri* führt. Diese Verkürzung, deren funktionelle Bedeutung noch nicht geklärt ist, ist übrigens nichts Einmaliges innerhalb der Gesamtentwicklung der Cainotherien: Bereits im Oligozän kommt es im Genus *Caenomeryx* zu ähnlichen Erscheinungen. Es handelt sich hierbei also um einen mehrfach zu verschiedenen Zeitpunkten unabhängig realisierten Vorgang, denn eine Ableitung der orleanischen Cainotherien von *Caenomeryx* ist wegen des unterschiedlichen Schädelbaus und wegen der gegenüber *C. bavaricum* bereits fortgeschrittenen Verkürzung des Vordergebisses nicht möglich. In Spanien verlief die Cainotherien-Entwicklung offenbar etwas anders: *C. miocaenicum* ist geringfügig grösser als *C. bavaricum* und weicht auch in einigen morphologischen Details ab (siehe S. 786/787). Da die Art von vielen Fundstellen aus dem Orleanium der Iberischen Halbinsel und auch aus Frankreich bekannt ist, wäre eine genauere Untersuchung lohnend, um festzustellen, ob sich innerhalb der *C. miocaenicum*-Linie ebenfalls evolutive Veränderungen feststellen lassen.

Verdankungen

Diese Arbeit widme ich in Dankbarkeit meinem verehrten Lehrer, Herrn Dr. J. Hürzeler, der mir durch seine profunde Kenntnis der Cainotherien in Gesprächen manche Anregung für diese Untersuchung vermittelte.

Zu grossem Dank verpflichtet bin ich den Herren Prof. Dr. V. Fahlbusch und Prof. Dr. K. Heissig, die mir bereitwillig Materialien der Münchener Sammlung zur Bearbeitung und für Vergleichszwecke zur Verfügung stellten, sowie Herrn Dr. B. Engesser (Basel) für die Ausleihe von Vergleichsmaterial zu *Cainotherium miocaenicum* aus Sant Mamet und für Hilfen bei der Bestimmung der Fauna des Randecker Maars. Zu den Beständen der Tübinger Sammlung von dieser Fundstelle erhielt ich dankenswerterweise Hinweise von Herrn Prof. Dr. F. Westphal. Den Herren Dr. B. Herting und Dr. R. Wild danke ich für die Durchsicht der englischen Zusammenfassung.

LITERATURVERZEICHNIS

BAUDELOT, S., & CROUZEL, F. (1974): La faune burdigalienne des gisements d'Espira-du-Conflent (Pyrénées-Orientales). - Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse *110*, 311-326.

BERGER, F.-E. (1959): Untersuchungen an Schädel- und Gebissresten von Cainotheriidae besonders aus den oberoligocänen Spaltenfüllungen von Gaimersheim bei Ingolstadt. - Palaeontographica (A) *112*/1-4, 1-58.

BOLTEN, R.H. (1977): Die karbonatischen Ablagerungen des obermiocänen Kratersees im Nördlinger Ries. - Diss., München.

BRUIJN, H. DE (1967): Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (provincia de Zaragoza, España) y su relación con la bíostratigrafia del área. - Bol. Inst. geol. min. España *78*, 189-373.

CRUSAFONT PAIRO, M., VILLALTA COMELLA, J.F., & TRUYOLS SANTONJA, J. (1955): El Burdigaliense continental de la cuenca del Vallés-Penedés. - Mem. Com. Inst. Geol. Barcelona *12*, 1-272.

DAAMS, R., & FREUDENTHAL, M. (1981): Aragonian: the stage concept versus Neogene Mammal Zones. - Scr. geol. *62*, 1-17.

DEHM, R. (1935): Über tertiäre Spaltenfüllungen im Fränkischen und Schwäbischen Jura. - Abh. bayer. Akad. Wiss., math.-natw. Abt. [N.F.] *29*, 1-86.

— (1937): Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen fränkischen Jura. - Cbl. Mineral. Geol. Paläont. (B) *1937*, 349-369.

— (1939): Über neue tertiäre Spaltenfüllungen im fränkischen und schwäbischen Jura. - Zbl. Mineral. Geol. Paläont. (B) *1939*, 113-124.

ENGEL, TH. (1908): Geognostischer Wegweiser durch Württemberg (3. Aufl.) - Schweizerbart, Stuttgart.

GINSBURG, L. (1967): Une faune de mammifères dans l'Helvétien marin de Sos (Lot-et-Garonne) et de Rimbez (Landes). - Bull. Soc. géol. France (7) *9*/1, 5-18.

— (1972): Sur l'âge des mammifères des faluns miocènes au Nord de La Loire. - C.R. Acad. Sci. (Paris) (D) *274*, 3345-3347.

— (1980): Hyainailouros sulzeri, mammifère créodonte du miocène d'Europe. - Ann. Paléont., Vert. *66*/1, 19-73.

HEISSIG, K. (1978): Fossilführende Spaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligocänen Huftiere. - Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. *18*, 237-288.

HEIZMANN, E.P.J., GINSBURG, L., & BULOT, CH. (1980): Prosansanosmilus peregrinus, ein neuer machairodontider Felide aus dem Miocän Deutschlands und Frankreichs. - Stuttgarter Beitr. Natkd. (B) *58*, 1-27.

HÜRZELER, J. (1936): Osteologie und Odontologie der Caenotheriden. - Abh. schweiz. paläont. Ges. *58-59*, 1-111.

KÖNIGSWALD, R. VON (1930): Die Tapirreste aus dem Aquitan von Ulm und Mainz. - Palaeontographica *73*, 1-30.

LIPPOLT, H.J., TODT, W., & BARANYI, I. (1973): K-Ar ages of basaltic rocks from the Urach volcanic district, SW Germany. - Fortschr. Mineral. *50*, Beih. *3*, 101-102.

LORENZ, V. (1982): Zur Vulkanologie der Tuffschlote der Schwäbischen Alb. - Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver. [N.F.] *64*, 167-200.

LUTZEIER, H. (1922): Beiträge zur Kenntnis der Meeresmolasse in der Ulmer Gegend. - N. Jb. Mineral. Geol. Paläont., Beilbd. *46*, 117-180.

MALZAHN, E. (1936): Ein neuer Fund von Rana hauffiana Fraas aus den Dysodilschiefern des Randekker Maares. - Jber. Mitt. oberrh. geol. Ver. [N.F.] *25*, 53-56.

ROMAN, F., & VIRET, J. (1934): La faune de mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). - Mém. Soc. géol. France [N.F.] *9*/2-3, 1-67.

RÜFFLE, L. (1963): Die obermiocäne (sarmatische) Flora vom Randecker Maar. - Paläont. Abh. *1*/3, 139-296.

SCHLOSSER, M. (1884): Die Nager des europäischen Tertiärs nebst Betrachtungen über die Organisation und die geschichtliche Entwicklung der Nager überhaupt. - Palaeontographica *31*/1-2, 19-162.

— (1926): Über das geologische Alter der Wirbeltierfauna von Oggenhausen auf der Heidenheimer Alb und über die Faunen aus dem bayrischen Flinz. - Cbl. Mineral. Geol. Paläont. (B) *1926*/6, 198-208.

SEEMANN, R. (1926): Geologische Untersuchungen an einigen Maaren der Albhochfläche. - Jh. Ver. vaterl. Natkd. Württemb. *82*, 81-110.

TOBIEN, H. (1961): Palaeomeryx eminens H. v. M. (Cervoidea, Mamm.) aus den unterpliocänen Dinotheriensanden Rheinhessens. - N. Jb. Geol. Paläont. [Mh.] *1961*/9, 483-489.

WESTPHAL, F. (1967): Eine Fledermaus (Tadarida, Chiroptera) aus dem Obermiozän des Randecker Maars. - N. Jb. Geol. Paläont. [Mh.] *1967*, 564-570.

— (1977): Miozäne Salamandriden aus dem Randecker Maar (Schwäbische Alb). - Ber. natf. Ges. Freiburg i. Br. *67*, 393-403.